ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 76

2

ФЕВРАЛЬ

„НАУКА"
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1991

УДК 581.3

© 1991

Л. И. Орел, Е. Б. Казачковская

ЭМБРИОЛОГИЧЕСКАЯ ГЕТЕРОГЕННОСТЬ КАК ПРИЧИНА СНИЖЕНИЯ СЕМЕННОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ *MEDICAGO SATIVA* (*FABACEAE*)

L. I. ORYOL, E. B. KAZACHKOVSKAYA. THE EMBRYOLOGICAL HETEROGENEITY AS THE CAUSE OF REDUCTION IN SEED PRODUCTIVITY IN *MEDICAGO SATIVA* (*FABACEAE*)

Эмбриологическая гетерогенность выявляется у люцерны перед опылением. Она связана с развитием в одной завязи фертильных и стерилизующихся на разных фазах семяпочек, а также с полной женской стерильностью и изменением структуры зародышевых мешков при задержке опыления (старении цветка). Наличие подобных обстоятельств вносит коррективы в оценку явлений самонесовместимости, автофертильности, инбредной депрессии у люцерны, которые, как известно, определяются через завязываемость плодов и семян.

К эмбриологическим аномалиям, приводящим к стерильности семяпочек, отнесены: отмирание спорогенных клеток (зародышевый мешок не развивается), недоразвитие зародышевых мешков, отсутствие лизиса эпидермы нуцеллуса, недоразвитие интегументов, аномалии формирования оболочки зародышевого мешка, нарушения синтеза крахмала в зародышевом мешке.

Соотношение фертильных и стерильных семяпочек в завязях отдельных растений сильно варьирует и, по-видимому, относится к проявлению генотипа по факторам, детерминирующим развитие семяпочки, мейоз, спорогенез, гаметофитогенез. Растений с полной женской фертильностью не найдено.

Зависимость семенной продуктивности от способности семяпочек развиваться после оплодотворения в семя обусловило постоянный интерес к эмбриологии кормовых трав — клевера и люцерны, получение семян которых затруднено.

Потенциальная семенная продуктивность в соответствии с представлениями Р. Е. Левиной (1981) — это число заложившихся семяпочек, а реальная семенная продуктивность — число зрелых семян. Процент семяпочек, развивающихся в семя, или отношение числа семян к числу семяпочек составляет в среднем 85 % у однолетних растений и 50 % у многолетников (Wiens, 1984). Уровень этого соотношения изменяется под действием экологических и генотипических факторов.

Селекционные программы повышения семенной продуктивности люцерны предусматривают отбор по признаку выживаемости семяпочек (Бобер, 1987). Основу подобного отбора составляет вариабельность указанного признака у отдельных растений. Колебания уровня фертильности семяпочек, определяемой в день распускания цветка, а также и после опыления, варьирует у отдельных растений люцерны. Однако у одних и тех же растений второго и третьего года она близка. Почти в два раза отличалась и обсемененность индивидуальных растений в популяции (Отбор. . ., 1985). Высокий уровень стерильности семяпочек является одной из определяющих причин опадения репродуктивных органов. Так, на примере 5 сортов *Faba bona* Medik было показано, что большинство опавших бутонов и цветков не содержат фертильных семяпочек. Выявлено, что если число стерильных семяпочек составляет 60 % или более, то цветок *Faba bona* опадает (Орёл, Семенова, 1989). Эта закономерность установлена и для хлопчатника (Орел и др., 1989).

Цветок люцерны при отсутствии опыления значительное время, иногда до двух недель, остается на растении. Неопыленный цветок люцерны сохраняет способность к оплодотворению иногда вплоть до 9 дней (Коваленко и др., 1987). При длительном цветении увеличивается вероятность опыления, однако в этот период могут происходить необратимые изменения мужского и женского гаметофитов.

Это обстоятельство увеличивает возможность возникновения эмбриологических аномалий. Таким образом, эмбриологическая гетерогенность люцерны обусловлена стерилизацией семяпочек в процессе заложения и развития цветка, а также изменением эмбриологических структур при его старении. Установлена также частичная разнотипность стерилизации семяпочек (Неприна, 1956; Нам, 1973; Bingham, Hawkins-Pfeiffer, 1984).

Настоящая статья посвящена сравнительному изучению морфологии семяпочек и зародышевых мешков люцерны с целью поиска критериев для определения фертильности семяпочек. В соответствии с этим критерием необходимо было определить причину существующего значительного разрыва между потенциальной и реальной семенной продуктивностями.

Материал и методика

Изучены сортовые популяции люцерны Тибетской, Vela, Risoma (*Medicago varia* T. Martyn), Местная из Китая (*M. sativa* L.). Изучены 10 растений каждого сорта в фазах бутона, готового к распусканию, распустившегося цветка, а также цветка через 24 и 72 часа после опыления. У каждого изученного растения определяли завязываемость семян на один цветок и на один плод (боб) после свободного опыления пчелами. Показатель количества семян на один цветок позволяет оценить различия между растениями по количеству семян на боб и по соотношению опавших и развивающихся цветков.

Для изучения неоплодотворенных зародышевых мешков (стареющих), проводили изоляцию и ежедневную фиксацию цветков в течение 9 дней. Бутоны и цветки люцерны были зафиксированы в смеси 96%-ного спирта и ледяной уксусной кислоты в соотношении 3 : 1. Морфологию семяпочек и зародышевых мешков изучали способом просветления завязей в растворах метилсалицилата по методике E. Bingham и J. Hawkins-Pfeiffer (1984).

Отдельные цветки после фиксации в течение одних суток промывали спиртом, помещали в приготовленный по описанному ранее способу (Экспресс-методы. . ., 1988) раствор метил- или этилсалицилата, затем переносили в 96 % спирт, где материал хранили до начала изучения. Отпрепарированную под микроскопом МБС-1 плаценту с семяпочками помещали в каплю ацетокармина на предметное стекло, накрывали покровным стеклом. После предварительного просмотра препарата при большом увеличении делали записи о морфологии семяпочек. Затем с помощью осторожного надавливания на покровное стекло над каждой семяпочкой палочкой под микроскопом МБС-1 выдавливали зародышевые мешки из семяпочек. Дальнейшее изучение препарата и микрофотографирование проводили на микроскопе Nf, микрофотографии сделаны насадкой МФН-3.

Исходя из существующих гипотез о таксисе пыльцевых трубок в ответ на химическое действие зародышевого мешка была использована методика одновременного определения фактов вхождения пыльцевой трубки в микропиле и состояния зародышевого мешка каждой семяпочки завязи. Рост пыльцевых трубок и стерильность семяпочек определяли путем наблюдения пестиков в ультрафиолетовом свете после обработки их анилиновым синим (Отбор. . ., 1985). Кроме того, фертильность зародышевых мешков определяли по наличию в них большого числа крупных крахмальных зерен (Экспресс-методы. . ., 1988). Углеводную оболочку зародышевого мешка окрашивали, проводя обработку хлор-цинк-иодом (Дженсен, 1965). Для решения отдельных вопросов использовали технику приготовления микротомных срезов.

Растения выращивали на Приаральской опытной станции Всесоюзного института растениеводства на поливе. Уровень естественного опыления насекомыми был высоким.

Результаты

Морфология семяпочки и зародышевого мешка люцерны

Семяпочка люцерны тенуинуцеллятная, двупокровная, кампилотропная, с четко выраженными фуникулусом и структурой обтуратора (Вишнякова, 1986). Микропиле сформировано преимущественно наружным интегументом, внутренний интегумент остается тонким, его апикальные части смыкаются неплотно. Нуцеллус в момент заложения представляет собой меристематическую ткань, покрытую эпидермой. В дальнейшем одна или несколько субэпидермальных клеток увеличиваются. Эти клетки составляют многоклеточный женский археспорий. Его клетки делятся, формируя париетальные и спорогенные клетки. Мейоз осуществляется в одной или нескольких клетках. В результате двух последовательных делений мейоза формируется линейная тетрада макроспор. Халазальная макроспора развивается в зародышевый мешок Polygonum-типа. В процессе роста и развития зародышевого мешка дополнительные археспориальные и париетальные клетки, дополнительные тетрады макроспор и эпидермальные клетки апикальной зоны нуцеллуса лизируются. Некротические массы, возникшие в результате отмирания указанных клеток, обычно обнаруживаются вблизи развивающегося зародышевого мешка. Оболочки клеток эпидермы нуцеллуса содержат каллозу, ферментативное растворение которой приводит к формированию пространства для вхождения трубки в апикальной зоне нуцеллуса (табл. I, *1*). Иногда лизис этих клеток не наступает (табл. I, *2*).

Халазальная часть семяпочки представлена несколькими клетками, которые в некоторых случаях способны сильно удлиняться. К ним примыкает длинный проводящий пучок, идущий из фуникулуса (табл. II, *4*), в некоторых семяпочках пучок остается коротким в результате его недоразвития (табл. II, *5*). Зрелый зародышевый мешок удлиненно-овальной формы. Углеводная оболочка молодого зародышевого мешка распустившегося цветка остается относительно тонкой. Синергиды и яйцеклетка занимают узкий микропилярный конец зародышевого мешка. Базальные части яйцевого аппарата расположены на одном уровне (табл. I, *6*). Нитчатый аппарат синергид на светооптическом уровне хорошо различим. В яйцеклетке в день распускания цветка крахмал отсутствует или его очень мало. Он появляется в ней только через 2—3 суток при отсутствии опыления цветка. Два полярных ядра расположены в непосредственной близости от яйцевого аппарата. Антиподы рано дегенерируют. В цитоплазме центральной клетки сформированного зародышевого мешка преимущественно около полярных ядер и в халазальной зоне крахмал накапливается в значительном количестве. Начало синтеза крахмала совпадает с первым митотическим делением гаметофитогенеза. Нормально дифференцированные зародышевые мешки могут содержать разное количество крахмала, при этом величина и морфология крахмальных зерен варьирует. По этому признаку зародышевые мешки можно разделить на много-, средне-, мало- и не содержащие крахмал (табл. II, *1—3*). По размерам крахмальные зерна также подразделяются на крупные, средние и мелкие. В соответствии с величиной и морфологией их можно классифицировать на крупные, округлые без расчленения; крупные с сильным расчленением; средние округлые без членения; мелкие и пылевидные. Длина зародышевых мешков люцерны колеблется от 230 до 286 мкм.

Относительно коротким зародышевым мешкам обычно соответствует длинная пустая халазальная часть семяпочки. В коротких зародышевых мешках содержание крахмала и морфология крахмальных зерен сильно варьируют. Отмечены все варианты содержания крахмала и формы крахмальных зерен. В таких зародышевых мешках крахмал может и отсутствовать, это сопровождается неполной дифференциацией клеток (табл. II, *6*). Часто в случае формирования укороченных зародышевых мешков образуется утолщенная оболочка, закрывающая мешок со стороны микропиле (табл. I, *7*). Эпидерма апикальной части нуцеллуса при этом обычно не лизируется (табл. I, *5*). На обязательность лизиса этих клеток у бобовых указывал еще K. Schnarf (1931).

В связи с обнаруженной вариабельностью структуры семяпочки и сформировавшегося зародышевого мешка люцерны, касающейся величины, уровня дифференцировки клеток, содержания и формы крахмальных зерен, топографии и толщины углеводной оболочки, необходимо тщательно обсудить критерии, на основании которых с достаточной достоверностью можно выносить суждение о фертильности зародышевого мешка люцерны. Это важно еще и потому, что явления самонесовместимости и автофертильности, инбредная депрессия, начиная с работы D. C. Cooper, R. A. Brink (1940), определялись через стерильность семяпочек. При этом не учитывалось время наступления их дегенерации. Семяпочки, дегенерирующие еще до опыления, рассматривались как гибнущие из-за отсутствия оплодотворения. Женская стерильность люцерны известна давно, в том числе и стерильность семяпочек до опыления (Орел и др., 1983; Орел и др. 1987). Однако вопрос о необходимости различения у люцерны эмбриологических нарушений, предшествующих оплодотворению, но обнаруживаемых после него, впервые четко поставлен D. R. Viands с соавторами (1988).

Определение фертильности зародышевых мешков люцерны

Предложенный ранее способ определения фертильности по свечению каллозы в стерильных семяпочках давал завышенные результаты (Отбор. . ., 1985). Оценка фертильности по содержанию и форме крахмальных зерен зародышевого мешка свободна от этого недостатка.

Определение фертильности обычно проводят в день распускания цветка. Семяпочки с недоразвитыми зародышевыми мешками (их развитие приостанавливается на ранних фазах) или без них являются стерильными. Наибольшую трудность представляет оценка фертильности зародышевых мешков с нормально дифференцированным яйцевым аппаратом, так как варьирует морфология отдельных зародышевых мешков и отдельных структур семяпочек. Эмбриологическое исследование 38 растений показало, что полное развитие интегументов и полное формирование микропиле, наличие полноценного фуникулуса с нормально развитой проводящей системой, образование относительно длинного нуцеллуса с дегенерацией клеток эпидермы его апикальной части и определенной длины халаза свойственны лишь единичным семяпочкам, в которых формируются относительно длинные зародышевые мешки, заполненные крупными крахмальными зернами.

Для проверки правильности выбранных нами критериев определения фертильности семяпочек сравнили 17 растений люцерны (табл. 1). Каждому растению свойственно определенное количество фертильных и стерильных семяпочек, завязавшихся и полноценных семян. Анализ табл. 1 показывает, что количество семяпочек, определенных нами как фертильные, приближено к числу семян, формирующихся в бобе. Для некоторых растений наблюдается большое соответствие показателей «количество фертильных семяпочек на 1 завязь» и «количество полноценных семян на один боб».

К неполноценным отнесены зародышевые мешки с различными аномалиями развития, исключающими нормальное оплодотворение, а также те, которые могут быть оплодотворены, но разовьются в неполноценное семя либо погибнут на

ТАБЛИЦА 1

Фертильность семяпочек и семенная продуктивность у растений люцерны

№ растения	Число семяпочек на 1 завязь *	Число фертильных семяпочек на 1 завязь	Число фертильных семяпочек, %	Число семян на 1 боб **	Число полноценных семян на 1 боб
1	10.75	3.05	28.37	2.65	2.55
2	10.80	4.10	37.96	4.11	3.25
3	7.50	2.55	34.00	2.60	2.49
4	12.00	2.25	18.75	2.21	1.79
5	12.30	4.00	32.52	3.12	3.07
6	10.45	3.05	29.19	2.83	2.50
7	9.65	3.80	39.38	2.79	2.00
8	10.80	6.15	47.69	4.28	4.23
9	10.70	0.65	6.07	0.64	0.36
10	9.55	2.90	30.37	3.00	2.29
11	9.65	2.65	27.46	3.23	2.61
12	11.00	2.35	21.27	2.83	2.67
13	7.90	2.15	14.56	1.00	0.90
14	10.00	5.10	51.00	4.32	2.76
15	10.95	1.50	13.70	1.77	1.55
16	8.85	1.65	18.64	1.56	1.31
17	10.55	2.45	23.22	2.80	2.12

* Подсчет семяпочек 20 цветков.

** Подсчет плодов 5 кистей.

ранних стадиях развития зародыша. Это зародышевые мешки, не имеющие никаких структурных нарушений, однако содержание крахмала в них понижено либо он вообще отсутствовал.

Эту гипотезу подтверждает изучение завязей люцерны, обработанных анилиновым синим, в УФ-свете. Через 24 часа после опыления были отмечены семяпочки, в которые вошли пыльцевые трубки. В дальнейшем этот препарат был обработан раствором йода в йодистом калии. Изучение под световым микроскопом показало, что пыльцевые трубки входят преимущественно в фертильные семяпочки, в зародышевых мешках которых синтезируется большое количество крахмала. Однако отмечены случаи вхождения пыльцевых трубок в зародышевые мешки без крахмала или с небольшим его содержанием. Вероятны дальнейшая гибель или неполноценное развитие зародыша из-за недостатка углеводов в таких семяпочках.

Необходимо отметить, что количество полноценных семян на боб несколько ниже, чем было количество фертильных семяпочек. В основном эти различия не превышают 1—8 %. Исключения составили растения 8 и 14 (табл. 1). У них 19 и 23 % семяпочек, оцененных нашими методами как фертильные, не формировали полноценных семян. Вполне возможно, что в этом случае мы имеем дело с эмбриолеталями, проявляющимися в эмбриогенезе, либо с отсутствием опыления.

Таким образом, гипотеза о фертильности зародышевых мешков с большим количеством крахмала, дифференцированным яйцевым аппаратом, тонкой углеводной оболочкой зародышевого мешка, дегенерировавшим эпидермисом нуцеллуса нашла свое подтверждение в эксперименте. Именно эти семяпочки способны развиться в полноценное семя.

Характеристика стерильных семяпочек

Стерилизация семяпочек люцерны происходит на всех этапах их развития, поэтому величина семяпочки, например в период опыления, также может свидетельствовать о ее стерильности. Наиболее мелкими остаются семяпочки, в которых отмирают спорогенные или мейотически делящиеся клетки. В интегументах таких семяпочек, в некоторых случаях недоразвитых, может наблюдаться некроз отдельных клеток или группы клеток. В некротических зонах всегда выявляется каллоза.

Следующую по величине группу стерильных семяпочек составляют те, зародышевые мешки которых остаются недоразвитыми вследствие остановки митозов в момент их образования или из-за отсутствия дифференцировки клеток (табл. II, *6*). В отдельных случаях отмечена остановка лизиса эпидермы нуцеллуса апикальной зоны (табл. I, *4, 5*). Зародышевые мешки при этом часто окружены относительно толстой углеводной оболочкой также и со стороны микропиле. Наибольшую трудность для определения фертильности или стерильности представляет группа семяпочек с относительно крупным зародышевым мешком, клетки которого полностью дифференцированы. Такие зародышевые мешки легко принять за фертильные. Обычно интегументы семяпочек полностью сформированы. Эпидерма апикальной зоны нуцеллуса либо остается на месте, либо ее клетки лизировались. Полисахаридная оболочка либо соответствует норме, либо утолщена. Зона халазы стерильных семяпочек либо короткая и ей соответствует формирование относительно длинного зародышевого мешка, либо длинная и в такой семяпочке формируется короткий зародышевый мешок. Величина крахмальных зерен и содержание крахмала сильно варьируют. Специальными опытами было установлено, что фертильными являются только семяпочки с относительно длинными зародышевыми мешками, заполненными крупными крахмальными зернами в значительном количестве.

Зародышевые мешки растений с полной женской стерильностью

Начиная с 1982 г. в посевах ряда сортов люцерны постоянно выделяли бесплодные растения. Они обильно цвели, но не завязывали семена даже при наличии опылителей. Такие растения легко выделить по обильному цветению и отсутствию плодов. Например, у трех таких растений сорта Тибетская при 10,55; 10,15; 8,3 семяпочек на одну завязь было соответственно 3,70; 4,20; 2,75 фертильных семяпочек. Все цветки таких растений опадали.

В связи с полным опадением цветков они могут характеризоваться как растения с полной женской стерильностью. В завязях таких растений выявлены все описанные типы аномалий в развитии семяпочки и зародышевого мешка. В одной завязи могут выявляться как однотипные, так и различающиеся аномалии в развитии зародышевых мешков. Выделено растение с семяпочками без зародышевых мешков, так как в них ранее лизировались мейотически делящиеся клетки. Второе растение характеризовалось общей аномалией — задержкой лизиса эпидермы апикальной части нуцеллуса. Среди изученных растений выделены мутанты с недоразвитыми интегументами. Нуцеллус таких мутантов располагается на уровне или выше интегументов. Показано (Bingham, Hawkins-Pfeiffer, 1984), что этот признак детерминируется моногенно геном fs (женская стерильность). Среди изученных нами растений выделен подобный мутант (табл. I, *2*). Для него характерно слабое развитие фуникулуса и проводящей системы семяпочки, проводящий пучок не имеет продолжения в плаценте (табл. II, *5*). Мы отметили также, что эпидермис нуцеллуса мутанта не лизируется, а зародышевые мешки могут быть как стерильными, так и фертильными, если определять фертильность по наличию в них крахмала. Семяпочки у мутанта остаются мелкими.

Зародышевые мешки неопыленных цветков

Морфология фертильных и стерильных зародышевых мешков в день распускания венчика цветка описана выше. По мере старения цветка облик зародышевых мешков обоих типов изменяется неодинаково.

Через 2 суток в распустившемся неопыленном цветке отмечено накопление крахмала в удлинившейся к этому времени яйцеклетке. В единичных зародышевых мешках таких цветков выявлено слияние полярных ядер. В коротких зародышевых мешках, заполненных крупными, средними или мелкими крахмальными зернами, на вторые сутки обычно наблюдается утолщение оболочки зародышевого мешка.

В стерильных семяпочках, зародышевые мешки которых остаются с недифференцированным яйцевым аппаратом, через 2 суток начинают удлиняться клетки халазальной части нуцеллуса.

Через 3 суток практически во всех фертильных зародышевых мешках наблюдается усиленное отложение крахмала в яйцеклетке, а также дальнейшее ее опускание в глубь зародышевого мешка. В семяпочках с недоразвитыми зародышевыми мешками наблюдается дальнейший рост клеток халазальной части нуцеллуса в длину.

Через 4 суток яйцеклетки всех исследованных зародышевых мешков целиком заполнены крахмалом. Ширина зародышевых мешков увеличивается неравномерно — их микропилярная часть расширяется быстрее, чем халазальная. Зародышевый мешок приобретает характерную грушевидную форму. В некоторых из них происходит дальнейшее неравномерное утолщение оболочки зародышевого мешка. Наиболее сильно утолщается халазальная часть, а также латеральная часть. Клетки интегументов семяпочек к этому времени становятся прозрачными из-за лизиса цитоплазмы.

Через 5—7 суток ширина зародышевых мешков продолжает неравномерно возрастать. В средней части большинства зародышевых мешков появляется перетяжка — они приобретают форму восьмерки с раздутой микропилярной частью. Происхождение перетяжки остается неясным, кроме того, некоторые из них остаются округлыми, без перетяжки. Во всех семяпочках сильно утолщается халазальная часть оболочки зародышевого мешка, наблюдается частичный гидролиз крахмала, его количество уменьшается, полярные ядра сливаются. Клетки интегументов прозрачные. Через 8—9 суток почти все цветки опадали. Семяпочки в таких цветках сморщивались и дегенерировали.

Наблюдали изменение линейных размеров зародышевых мешков в зависимости от их возраста. При старении цветка, начиная со стадии бутона, готового к распусканию, длина фертильных зародышевых мешков возрастает на 17.4, 9.1, 4.7, 10.5, 1.1 мкм соответственно суткам (табл. 2). На 6—7-е сутки длина перестает увеличиваться, однако наблюдается интенсивный рост зародышевого мешка в ширину. Ткани цветка к этому времени теряют тургор и он начинает завядать. Ширина фертильных зародышевых мешков увеличивается на 3.4, 5.5, 5.3, 1.2, 3.7, 8.1 мкм соответственно суткам (табл. 2). Максимальная ширина зародышевых мешков отмечена у 6-суточных цветков. Она превышает первоначальную ширину в нераспустившихся бутонах на 27.2 мкм.

Те семяпочки, в которых в самом начале были отклонения в накоплении крахмала (отсутствие или малое количество крахмальных зерен, они мелкие) имеют меньшую длину и ширину зародышевых мешков. При старении такие зародышевые мешки почти не увеличиваются в длину и менее интенсивно растут в ширину. Вероятно, это связано с тем, что эти мешки и семяпочки имеют часто и другие структурные нарушения, препятствующие росту, — нелизировавшаяся эпидерма нуцеллуса в апикальной части, сильное утолщение оболочки зародышевого мешка и др.

ТАБЛИЦА 2

Длина и ширина зародышевых мешков, длина халазальных клеток разновозрастных цветков люцерны, мкм

Возраст цветков	Фертильные зародышевые мешки			Стерильные зародышевые мешки					
				с уменьшенным содержанием крахмала			с задержкой лизиса эпидермы нуцеллуса		
	длина	ширина	длина халазальных клеток	длина	ширина	длина халазальных клеток	длина	ширина	длина халазальных клеток
Бутон	240.0	61.6	—	213.2	53.3	—	214.4	49.7	—
Распустившийся цветок	257.4	65.0	—	226.9	54.3	—	218.3	52.7	—
2 суток после распускания	266.5	70.6	37.3	214.9	56.5	62.1	210.4	51.0	28.0
3 суток	271.2	75.8	44.7	204.0	60.3	51.3	204.0	54.4	61.8
4 »	281.7	77.0	49.1	209.1	67.6	57.4	222.3	46.0	58.4
5 »	282.9	80.6	40.8	165.5	68.3	51.0	220.9	39.1	47.2
6 »	230.3	88.8	46.6	208.4	65.2	48.7	224.7	47.5	64.2
7 »	256.8	77.7	45.5	239.7	64.6	59.5	219.9	53.6	54.5

Стерильные зародышевые мешки, где дифференциация остановилась на ранних стадиях и эпидерма нуцеллуса при этом не подверглась лизису, практически не изменяют своих линейных размеров при старении.

Искусственное перекрестное опыление цветков через 2—7 суток после распускания показало рост пыльцевых трубок в завязях цветков всех возрастов, рыльце в этот период было жизнеспособным. Отмечено вхождение пыльцевой трубки в микропиле семяпочек со старыми зародышевыми мешками. При дальнейшем анализе семенной продуктивности установлено, что семена завязываются по 7-е сутки включительно, кроме одного растения, у которого цветки опадали на 5—6-е сутки.

Количество семян в завязях опыленных стареющих цветков значительно уменьшено по сравнению с растениями, опыленными пчелами в день распускания цветков, что согласуется с данными В. М. Нам (1970). Заметим, что насыщенность опылителями во время цветения была велика, и распускающиеся цветки опылялись сразу. При опылении цветков в день распускания процент щуплых семян колеблется от 7.3 до 17.0. При старении резко возрастает количество щуплых семян в бобе, достигая иногда 100 % (табл. 3). Количество завязавшихся семян на 1 боб также падает.

Таким образом, морфологические и физиологические изменения фертильных зародышевых мешков в неопыленных в течение 2—7 дней цветках люцерны весьма существенны. Они выражены в увеличении размеров полости зародышевых мешков, утолщении их оболочки, накоплении крахмала в яйцеклетке, образовании центрального ядра до оплодотворения, частичного или полного гидролиза крахмала в центральной клетке зародышевого мешка и в клетках интегументов семяпочки. Полноценных семян после опыления старых цветков почти не завязывалось.

Обсуждение

Эмбриологическая гетерогенность люцерны перед опылением выражена в формировании в одной завязи фертильных и стерилизующихся на разных фазах развития семяпочек, полной женской стерильности, в изменении структуры зародышевых мешков при задержке опыления (старение цветка). Соотношение

ТАБЛИЦА 3

Завязываемость семян у разновозрастных цветков люцерны

№ растения	Свободное опыление (пчелами)			Искусственное опыление								
				2-суточные цветки			3-суточные цветки			4-суточные цветки		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III
1	2.98	2.36	7.30	1.13	1.00	33.33	1.44	1.10	82.61	1.80	0.69	55.56
2	3.64	3.44	17.02	2.33	2.00	42.86	2.91	2.91	56.25	2.00	1.63	26.92
3	2.88	2.52	9.15	4.00	4.00	100	1.31	1.06	64.71	1.94	1.35	80.00
4	2.76	2.51	17.70	2.25	1.93	18.52	2.47	2.14	31.91	1.66	1.66	54.17

№ растения	Искусственное опыление								
	5-суточные цветки			6-суточные цветки			7-суточные цветки		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III
1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2	2.55	2.25	44.44	—	—	—	1.25	1.25	20.00
3	1.40	1.17	100	2.25	1.25	100	2.25	1.25	40.00
4	1.54	1.12	43.24	1.50	1.50	33.33	1.00	1.00	54.55

Примечание. I — число семян на 1 боб; II — число семян на 1 цветок; III — количество щуплых семян, %.

фертильных и стерильных семяпочек в завязи отдельных растений сильно варьирует и, по-видимому, связано с проявлением генотипа по факторам, детерминирующим развитие семяпочек, мейоза, спорогенеза и гаметофитогенеза. Растений с полной женской фертильностью не найдено, стерильные растения находят часто. Z. Staszewski, Z. Tomaszewski (1982) выделили 2 женскостерильные формы при скрещивании инбредных линий. Описанная Bingham и Hawkins-Pfeiffer (1984) детерминированная одним рецессивным аллелем женская стерильность люцерны, связанная с недоразвитием интегументов семяпочки, является одной из форм проявления факторов FS (female sterility). Авторы в своей статье делают вывод о нормальном развитии женского гаметофита у изученного нами мутанта. Изложенный в настоящей статье экспериментальный материал по определению фертильности зародышевых мешков люцерны позволяет высказать сомнение доказанности данного вывода. Недоразвитость проводящей системы в таких семяпочках обусловливает их стерилизацию. Выделенный нами аналогичный мутант показал полную стерильность таких семяпочек. В случаях аномального и нормального развития интегументов семяпочек возможны следующие отклонения в развитии нуцеллуса и зародышевого мешка:

1) отмирание мейотически делящихся клеток или тетрад макроспор (предположительно проявление мутантного аллеля мейоза). Семяпочки с подобным дефектом остаются мелкими, рано отмирают;

2) прекращение митозов в процессе гаметофитогенеза и отсутствие дифференцировки клеток в зародышевом мешке;

3) нарушение синтеза крахмала центральной клетки зародышевого мешка;

4) формирование толстой углеводной оболочки вокруг зародышевого мешка, в том числе и в зоне микропиле;

5) задержка лизиса каллозной оболочки клеток эпидермы апикальной части нуцеллуса. Зародышевый мешок недоступен для пыльцевых трубок, так как остается закрытым слоем клеток. В норме эти клетки лизируются.

Стерильность семяпочек в завязях всех исследованных растений обусловлена одним или несколькими из перечисленных отклонений (летальных мутаций?).

A. O. Obajimi и E. T. Bingham (1973) оценивали фертильность растений люцерны по числу семян на цветок, сравнивая перекрестную фертильность рететраполиплоидизированных и естественных тетраплоидов. Фертильность первых была на 25 % ниже, так как эти формы по существу являлись инбредными, рецессивные аллели которых суммировались, как это предполагал и T. H. Busbice (1968). Установленный факт отмирания семяпочек до опыления позволяет понять причину аналогично возникающей женской стерильности в точных и изящных опытах A. Abdelkefi (1980), а также и объяснить описанный в работе E. R. Sayers, R. P. Murphy (1966) случай гибели семяпочек как при перекрестном опылении, так и при инбридинге. Возможно, что для анализа в указанных работах были использованы отдельные растения с высоким уровнем отмирания семяпочек еще до опыления.

Ввиду того что аномалии в развитии семяпочек могут возникать до опыления, их необходимо отличать от постгамных аномалий. По мнению авторов современного обзора (Viands et al., 1988), преодоление постгамной дегенерации является самой актуальной задачей селекции люцерны на повышение семенной продуктивности. Принимая во внимание данные настоящей работы, заметим, что в постгамном периоде суммируются аномалии раннего (до опыления) и позднего (после опыления) развития семяпочек. Причины аномалий в том и в другом случае различны. По-видимому, отбор плодовитых растений должен осуществляться отдельно по двум периодам развития семяпочек люцерны.

В целях более успешной селекционной работы необходимо различать самонесовместимость, проявляющуюся в прогамной фазе, автофертильность и автостерильность постгамной фазы оплодотворения (Пестова, 1982; Бобер, 1987). Особое место занимает оценка самораскрывания цветков в сочетании с самосовместимостью (Терещенко, 1981). Разделение двух явлений и проведение двух циклов селекции на автостерильность и автофертильность были успешными (Busbice et al., 1975). Это позволило выявить сцепленность аллелей контроля семенной продуктивности и самонесовместимости (Бобер, 1989). Можно предполагать, что отбор по жизнеспособности семяпочек до оплодотворения будет использоваться в селекции. Отмирание семяпочек до опыления является одной из причин разрыва между потенциальной и реальной семенной продуктивностью у люцерны. Он несколько снижен у сорта Vela (Отбор. . ., 1985). Соотношение стерильных и фертильных семяпочек у индивидуальных растений 2- и 3-го года жизни различается мало (Орел и др., 1987). У люцерны обычно опадает цветок, засохший ранее в соцветии, поэтому не удается изучить эмбриологию опавшего цветка и выявить, влияет ли уровень стерильности семяпочек на опадение цветка. Ранее на примере 5 сортов *Faba bona*, *Gossypium hirsutum* и *G. barbadense* было показано опадение бутона или развивающегося плода либо при полном отсутствии фертильных семяпочек в опавшей завязи, либо при стерильности половины и более семяпочек (Орел, Семенова, 1989; Орел и др. 1989). По-видимому, это положение хотя бы отчасти (встречаются бобы с одним семенем) верно и для люцерны, так как у растений с полной женской стерильностью наблюдалось формирование отдельных фертильных семяпочек в завязи. Однако плоды на таких растениях не завязывались (Орел и др., 1987).

Понимание природы эмбриологической гетерогенности люцерны и наличие экспресс-метода определения фертильности зародышевых мешков до опыления могут послужить базой для селекции на повышенную семенную продуктивность люцерны.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бобер А. Ф. Исследования по разработке методики селекции синтетических сортов люцерны с частичной автогамией // Генетико-селекционные аспекты систем размножения энтомофильных видов растений: Материалы I Всесоюз. рабочего совещ. Душанбе: Дониш,

1987. С. 118—125. — *Бобер А. Ф.* Генетика систем размножения и селекция на повышение семенной продуктивности гречихи и люцерны: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Киев, 1989. 40 с. — *Вишнякова М. А.* Исследование прогамной фазы оплодотворения у люцерны в связи с самонесовместимостью // Сб. науч. тр. по прикл. бот., ген., сел. 1986. Т. 99. С. 17—22. — *Дженсен У.* Ботаническая гистохимия. М.: Мир, 1965. 378 с. — *Коваленко В. И., Ибрагимова С. С., Шумный В. К.* Триппинг и его влияние на жизненный цикл цветка и завязываемость бобов люцерны // С.-х. биология. 1987. № 4. С. 20—27. — *Левина Р. Е.* Репродуктивная биология семенных растений. М.: Наука, 1981. 95 с. — *Нам В. М.* К биологии цветения люцерны // Науч. тр. Ташкент. ун-та. 1970. Вып. 378. С. 10—19. — *Нам В. М.* Биология цветения и цитоэмбриология люцерны в связи с пониженной завязываемостью семян: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ташкент, 1973. 20 с. — *Неприна Л. И.* Материалы по эмбриологии люцерны // Учен. зап. Молотов. ун-та. 1956. Т. 10, вып. 1. С. 135—141. — *Орел Л. И., Иванов А. И., Константинова Л. Н., Дзюбенко Н. И.* Определение уровня потенциальной плодовитости завязей люцерны в связи с семенной продуктивностью // Бюл. ВИР. 1983. Вып. 131. С. 56—58. — *Орел Л. И., Константинова Л. Н., Казачковская Е. Б.* Морфологические признаки фертильности и стерильности семяпочек и зародышевых мешков люцерны // Бюл. ВИР. 1987. Вып. 170. С. 5—8. — *Орел Л. И., Семенова Е. В.* Эмбриологические особенности опавших и развивающихся завязей *Faba bona (Fabaceae)* // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 4. С. 467—471. — *Орел Л. И., Семенова Е. В., Зулфикоров А. Н.* О причинах опадения репродуктивных органов хлопчатника и бобов // Частная генетика растений: Тез. докл. Т. 2. Киев, 1989. С. 10—11. — *Отбор* растений люцерны с высокой плодовитостью завязей: Методические указания. Л.: Изд-во ВИР, 1985. 35 с. — *Пестова Т. М.* Цитоэмбриологические особенности люцерны синегибридной // Цитология и генетика. 1982. Т. 16, № 3. С. 26—30. — *Терещенко Н. М.* Автотриппинг и самофертильность в селекции люцерны // Репродуктивный процесс и урожайность полевых культур: Сб. науч. тр. ВСГИ. Одесса, 1981. С. 67—70. — *Экспресс-методы* определения фертильности зародышевых мешков люцерны: Методические указания / Сост. Л. И. Орел, Л. Н. Константинова, Н. И. Дзюбенко, Е. Б. Казачковская. Л.: Изд-во ВИР, 1988. 16 с. — *Abdelkefi A.* Analyse des parametres de la fertilite en croisement in vivo et semi in situ chez la luzerne (*Medicago sativa* L.) // Ann. Amelior. Plantes. 1980. Vol. 30, N 3. P. 285—307. — *Bingham E. T., Hawkins-Pfeiffer J.* Female sterility in alfalfa due to recessive trait retarding integument development // Heredity. 1984. Vol. 75, N 3. P. 231—233. — *Busbice T. H.* Effects of inbreeding on fertility in *Medicago sativa* L. // Crop. Sci. 1968. Vol. 8. P. 231—234. — *Busbice T. H., Ramzy Y. G., Collins H. B.* Effect of selection for self-fertility and self-sterility in alfalfa and related characters // Crop. Sci. 1975. Vol. 15. P. 471—475. — *Cooper D. C., Brink R. A.* Partial self-incompatibility and collapse of fertile ovules as factors affecting seed formation in alfalfa // J. Agric. Res. 1940. Vol. 60, N 4. P. 453—472. — *Obajimi A. O., Bingham E. T.* Inbreeding cultivated alfalfa in one tetraploid-haploid-tetraploid cycle: effect on morphology, fertility and cytology // Crop. Sci. 1973. Vol. 13. P. 36—39. — *Sayers E. R., Murphy R. P.* Seed set in alfalfa as related to pollen tube growth, fertilization frequency, and post-fertilization ovule abortion // Crop. Sci. 1966. Vol. 6. P. 365—368. — *Schnarf K.* Vergleichende Embryologie der Angiospermen. Berlin. 1931. 354 p. — *Staszewski Z., Tomaszewski Z.* Zenska jalowosc u lucerny — *Medicago varia* Mart. (*M. media* Pers.) // Hod. Rosl. Akl. Nasien. 1982. T. 20, z. 5. P. 394—403. — *Viands D. R., Sun P., Barnes D. C.* Pollination control: mechanical and sterility // Alfalfa and Alfalfa Improvement // Agronomy Monograph N 29. ASA—CSSA—SSSA, Madison, 1988. P. 931—960. — *Wiens D.* Ovule survivership, broad size, life history, breeding system and reproductive success in plants // Oecologia, Berlin. 1984. Vol. 64, N 1. P. 47—53.

Всесоюзный институт растениеводства,
Ленинград.

Получено 13 III 1990.

SUMMARY

The embryological heterogeneity is revealed in alfalfa just before pollination. It is explained by the development, within the same ovary, of fertile ovules and ovules, which become sterilized at different phases and also by the full female sterility and the changes in embryo sac structure in case of pollination delay (in flower senescence). These phenomena shed the new light on such events as autoincompatibility, autofertility, inbred depression in

alfalfa, which are known to be displayed by the initiation of fruits and seeds. The embryological anomalies leading to ovule sterility are as follows: the death of sporogenic cells resulting in non-development of the embryo sac, the underdevelopment of the embryo sacs, the lack of the lysis of the nucellar epidermis, the underdevelopment of the integuments, the anomalies in the formation of the embryo sac envelope and the disturbances in starch synthesis in the embryo sac. The proportion of fertile and sterile ovules in ovaries of the individual plants varies greatly and seems to be related to the manifestation of genotype according to factors determining the ovule development, meiosis, sporogenesis and gametophytogenesis. No plants with full female fertility have been found.

УДК 561. : 582.732(571.6)

© 1991

Н. П. Маслова, Л. И. Фотьянова

РОД *PLATANUS* (*PLATANACEAE*) В КАЙНОЗОЕ ДАЛЬНЕВОСТОЧНОГО РЕГИОНА

N. P. MASLOVA, L. I. FOTYANOVA. THE GENUS *PLATANUS* (*PLATANACEAE*) FROM THE CAENOZOIC DEPOSITS OF THE SOVIET FAR EAST

Проведена ревизия ископаемых платанов Восточной Азии, кратко рассмотрена история рода на Дальнем Востоке и в сравнительном плане на Притихоокеанских территориях Северной Америки, включая Аляску. Дана краткая характеристика морфологии листа; описано 5 видов дальневосточных палеогеновых платанов (один из которых — новый), уточнено их географическое и стратиграфическое распространение.

Род *Platanus* L. (*Platanaceae*) принадлежит к одному из древнейших семейств покрытосеменных растений. На протяжении позднего мела платан и роды платанообразных растений (*Aspidiophyllum* Lesq., *Credneria* Zenk., *Protophyllum* Lesq., *Pseudoprotophyllum* Hollick и др.) играли важную, порой доминирующую роль в составе лесных сообществ (Буданцев, 1975; Вахрамеев, 1976; Красилов, 1976; Герман, 1988). К .началу кайнозоя вымерли практически все роды платанообразных, рубеж мела и палеогена перешел лишь один род *Platanus*.

Современное семейство *Platanaceae* является монотипным. Его ареал охватывает Северную и Центральную Америку, Средиземноморье, Кавказ и Среднюю Азию; в Юго-Восточной Азии единственный морфологически обособленный (цельнолистный) *P. kerrii* Gagnep. известен из Вьетнама и Лаоса. Видовой состав современного рода *Platanus* разными исследователями понимается неоднозначно. Наиболее вероятным считается наличие в современной флоре 7 видов, нескольких разновидностей и гибридных форм (Деревья. . ., 1954).

В целях сравнения имеющегося в нашем распоряжении материала по вымершим кайнозойским дальневосточным платанам с современными видами, по материалам гербария БИН АН СССР и Сухумского ботанического сада, нами были изучены *P. acerifolia* Willd., *P. cuneata* Willd., *P. glabrata* Fern., *P. hispanica* Muenchh., *P. lindeniana* Martens et Galeotti, *P. mexicana* Moric., *P. occidentalis* L., *P. orientalis* L., *P. racemosa* Nutt., *P. wrightii* Wats.

На севере Тихоокеанской биогеографической провинции рассматриваемый род имеет своеобразную историю. Это своеобразие заключается в неуклонном неравномерном во времени вымирании видов в течение кайнозоя и безусловном реликтовом характере современного ареала рода. Кроме того, выявляются черты самобытного развития рода по обе стороны северного обрамления Тихого океана — восточно-азиатской и западно-североамериканской.

Прежде чем перейти к истории рода в регионе кратко рассмотрим изученность морфологии листовой пластинки платана. В настоящее время отсутствует всеобъемлющая классификация листовой пластинки. В этой связи мы использовали синтетическую классификацию, в основе которой лежат исследования Ан. А. Фёдорова с соавторами (1956). Ряд терминов заимствован из работ L. J. Hickey (1973), D. L. Dilcher (1974), В. А. Красилова (1979).

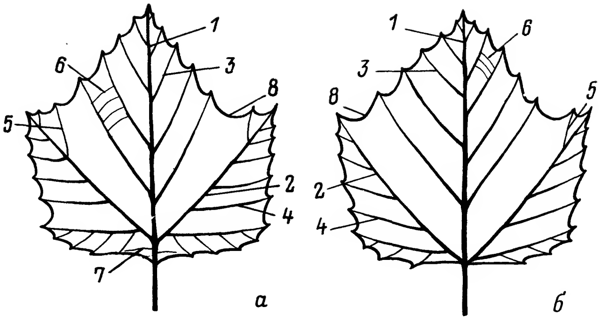


Рис. 1. Схема строения листовой пластинки рода *Platanus* и основная терминология.

а — листовая пластинка с супрабазальным типом жилкования, *б* — листовая пластинка с базальным типом жилкования; *1* — первичная жилка (жилка 1-го порядка, главная жилка); *2* — базальная жилка (боковая жилка 1-го порядка), *3* — вторичная жилка (жилка 2-го порядка), *4* — базископическая жилка (боковая жилка 2-го порядка), *5* — акроскопическая жилка (боковая жилка 2-го порядка), *6* — третичная жилка (жилка 3-го порядка), *7* — инфрабазальная жилка, *8* — синус между лопастями.

Листовая пластинка современных видов рода *Platanus*, за исключением *P. kerrii*, обладает актинодромным (иногда палинактинодромным) совершенным маргинальным жилкованием с двумя подтипами — базальным и супрабазальным (рис. 1). Ископаемый материал также демонстрирует наличие у платанов двух типов расположения базальных жилок, однако супрабазальный тип является доминирующим.

Листовая пластинка современных и ископаемых представителей рода весьма изменчива. Наряду с платанами, обладающими лопастными листьями, встречаются виды, имеющие цельные листья. У современных платанов доминируют лопастные пластинки (от слабо до глубоко лопастных). С другой стороны, среди платанообразных мела преобладали цельные или слаболопастные пластинки листа. Можно предположить, что эволюция формы листа платанов шла от цельного к лопастному листу.

Листья современных платанов демонстрируют разнообразие формы их основания, которое сильно варьирует даже в пределах одного вида. Наиболее часто встречается выемчатое, клиновидное, низбегающее на черешок основание, реже — сердцевидное, усеченное и неравностороннее. Подобное разнообразие формы основания характерно и для древних видов платанов. Среди современных платанов группа североамериканских видов (*P. lindeniana*, *P. mexicana*, *P. racemosa*) обладает пельтатным основанием, однако процент листьев с таким основанием у перечисленных видов невелик. Редко этот признак отмечается у *P. occidentalis* (Ward, 1890). Пельтатным основанием обладали многие меловые платанообразные; в палеогене у рода *Platanus* такая форма основания встречается значительно реже, а в неогене неизвестна.

Важным диагностическим признаком рода *Platanus* является характер края листовой пластинки. Среди меловых платанообразных нередко встречаются листья почти цельнокрайние и с волнистым краем. Однако подавляющее большинство кайнозойских и современных платанов характеризуется зубчатым краем, причем зубцы имеют, как правило, характерную вогнуто-вогнутую форму и очень редко выпукло-вогнутую форму, что может, очевидно, в сочетании с другими признаками служить одним из надежных признаков рода.

В кайнозое Дальневосточного региона на обширном фактическом материале по Камчатке и Сахалину установлены 8 достаточно различающихся морфотипов платанов, которым придан видовой статус. Это *P. acutiloba* Borsuk, *P. asymmetrica* N. Maslova, *P. basicordata* Budants., *P. iljinskajae* N. Maslova sp. nov., *P. integrifolia* N. Maslova, *P. mabutii* Oishi et Huzioka, *P. nobilis* Newb., *P. zhuravlevii* Medjulianov. Выявленные виды платанов отчетливо подразделяются на две группы.

Первая группа характеризуется преимущественным развитием лопастных листьев (*P. nobilis, P. zhuravlevii, P. acutiloba, P. iljinskajae*); вторая — обладает главным образом цельной пластинкой листа, иногда с намечающимися лопастями.

В группе лопастных платанов обособляется *P. nobilis*, характеризующийся очень крупной (до 60 см дл. и 20 см шир.) 3—5-лопастной слабозубчатой до почти цельнокрайней пластинкой листа с характерным вильчатым ветвлением базальных жилок (рис. 2, *1—5*). *P. nobilis* в Дальневосточном регионе встречается начиная с дания крайне редко. На западе Северной Америки вид появляется в конце позднего мела и так же как на востоке Азии наиболее характерен для даний—палеоценовых отложений. Из известных современных видов платанов *P. nobilis* обладает отдаленным сходством только с *P. racemosa*, имеющим относительно ограниченный ареал на юго-западе Северной Америки. Это один из немногих видов лопастных платанов, имеющий наряду с зубчатыми и цельнокрайние морфотипы.

Вторую группу дальневосточных вымерших платанов формируют *P. asymmetrica, P. basicordata* (с близким к нему североамериканским *P. rectinervis* Hollick), *P. integrifolia* (с близким к нему *P. semota* Hickey, *P. aculeata* Klimova, *Platanus* sp. (Камаева, 1982)) и *P. mabutii*. Для нее характерны исключительно зубчатые листья, преимущественно цельные или слаболопастные (*P. integrifolia, P. asymmetrica, P. basicordata*).

Рассматриваемая группа неизвестна в меловых отложениях Дальневосточного региона; она характерна для дания—эоцена, а один вид — *P. aculeata* — представлен в миоцене. Некоторые виды платанов данной группы проявляют в разной степени сходство с современными видами рода. Так, *P. asymmetrica* по ряду признаков отдаленно сходен с современным западно-североамериканским видом *P. occidentalis*. *P. zhuravlevii* обладает признаками, сходными с *P. acerifolia*. *P. integrifolia, P. mabutii, P. basicordata* не имеют близких аналогов среди современных видов и по основным признакам, скорее, более схожи с платанами позднего мела. Морфологическая отдаленность древних палеогеновых платанов от современных видов и их более выраженное сходство с позднемеловыми платанами свидетельствуют о том, что это были, по-видимому, виды, принадлежащие вымершим секциям рода. Предложенное нами деление дальневосточных видов платанов по характеристике листовой пластинки отличается от существовавшего ранее деления на 4 группы (Oishi, Huzioka, 1943).

Кроме видов, установленных на фактическом материале, из литературных источников по востоку Азии известны еще несколько видов платанов: *P. aceroides* Goepp., *P. chaneyi* Matsuo, *P. guillelmae* Goepp., *P. cuneifolia* (Brönn.) Krysht., *P. huziokae* Suz., «*Platanus*» *raynoldsii* Newb.

К *P. aceroides* обычно относят листья, имеющие широкую центральную лопасть, сравнительно слабо развитые боковые притупленные лопасти и притупленные зубцы.[1] Среди восточноазиатских платанов нет таких, которые можно было бы сблизить с *P. aceroides*, хотя находки этого вида указаны в литературе. Так, отпечатки платанов из вудвардиевой формации Исикари угольного бассейна о-ва Хоккайдо, отнесенные к *P. aceroides* subsp. *yubariensis* Endo (Endo, 1963), по всем признакам строения, а особенно по характеру крупных заостренных зубцов, нами рассматриваются в объеме вида *P. zhuravlevii*. К последнему виду также отнесен *P. aceroides*, описанный S. Oishi и K. Huzioka (1943), из угленосных слоев Уруйя Исикари угольного бассейна и из найбутинской свиты р. Красноярки на Сахалине. Достоверное отнесение некоторых находок к *P. aceroides* поставлено под сомнение ввиду отсутствия их изображения (Ископаемые . . ., 1974 : 141; эоцен Пенжинской губы). *P. aceroides* subsp. *latifolia* Knowlt., описанный, но не изображенный М. Я. Борсук (1956), характеризуется заостренными зубцами и, судя по описанию, относится к другому виду. Изображенный Oishi, Huzioka

---

[1] После опубликования E. Knobloch в 1964 г. новой комбинации этот вид рассматривается в объеме *P. platanifolia* (Ettingsh.) E. Knobloch (Ископаемые. . ., 1974: 139, 141).

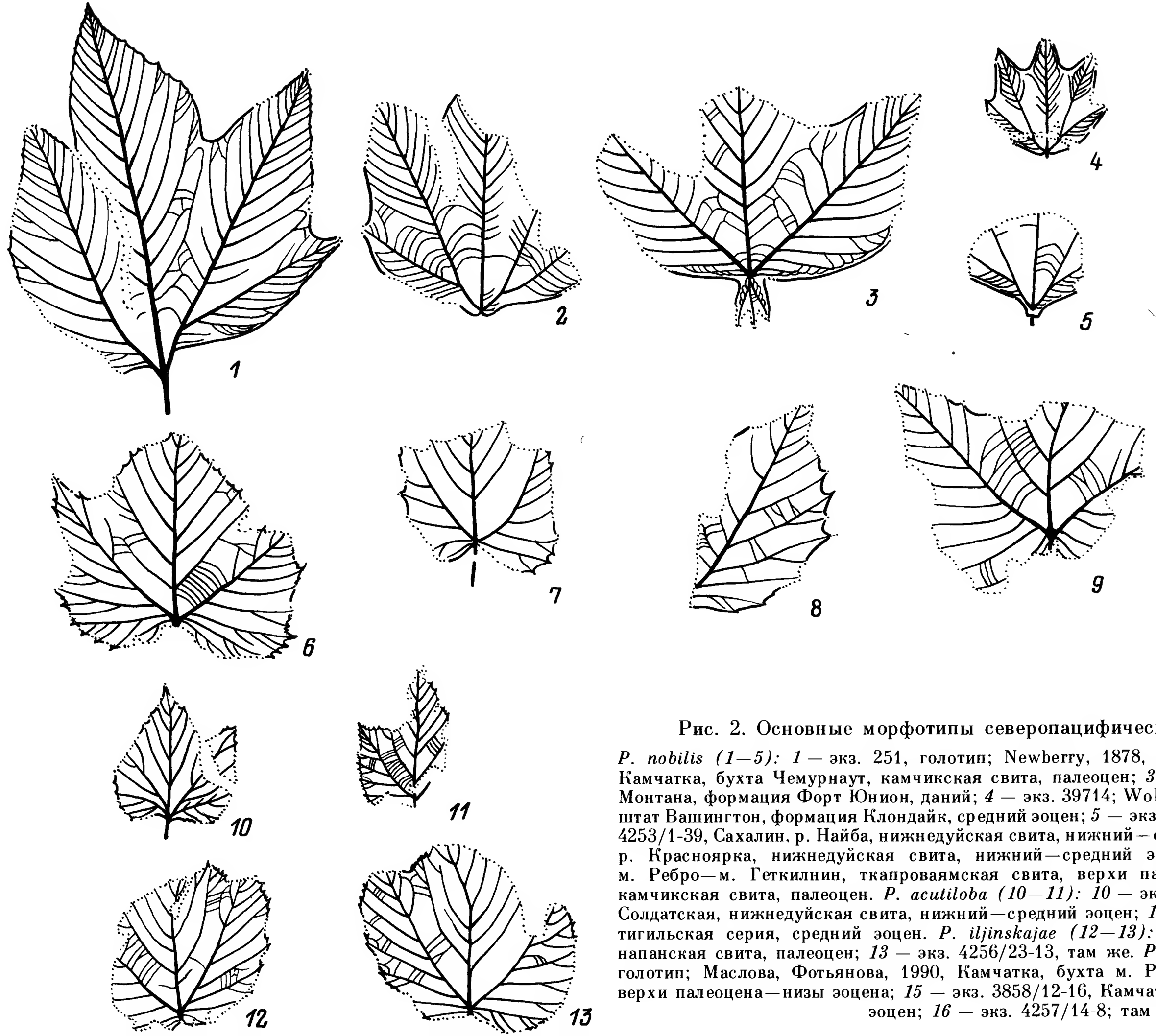
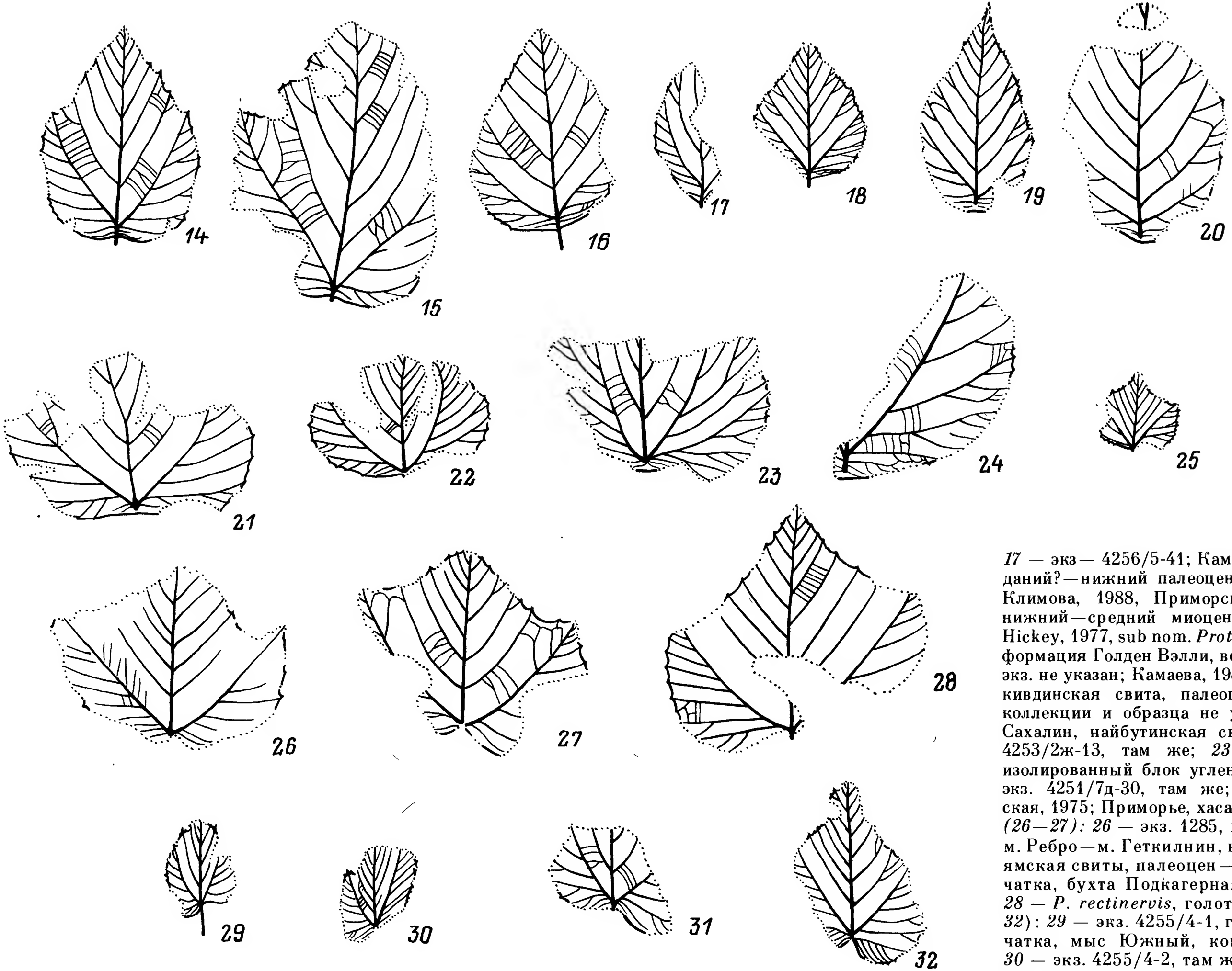


Рис. 2. Основные морфотипы северопацифических раннекайнозойских платанов.

P. nobilis (1—5): *1* — экз. 251, голотип; Newberry, 1878, Форт Кларк, палеоцен; *2* — экз. 3736/2-20, Камчатка, бухта Чемурнаут, камчикская свита, палеоцен; *3* — Ward, 1887, sub nom. *P. basilobata*; штат Монтана, формация Форт Юнион, даний; *4* — экз. 39714; Wolfe, Wehr, 1988, sub. nom. *Macginitiea gracilis*, штат Вашингтон, формация Клондайк, средний эоцен; *5* — экз. 31247, там же. *P. shuravlevii (6—9)*: *6* — экз. 4253/1-39, Сахалин, р. Найба, нижнедуйская свита, нижний—средний эоцен; *7* — экз. 4252/15а-30, Сахалин, р. Красноярка, нижнедуйская свита, нижний—средний эоцен; *8* — экз. 4257/6-52, Камчатка, бухта м. Ребро—м. Геткилнин, ткапроваямская свита, верхи палеоцена—низы эоцена; *9* — экз. 4257/26-5, камчикская свита, палеоцен. *P. acutiloba (10—11)*: *10* — экз. 85, голотип, Борсук, 1956, Сахалин, падь Солдатская, нижнедуйская свита, нижний—средний эоцен; *11* — экз. 119/75-13а, Камчатка, р. Анадырка, тигильская серия, средний эоцен. *P. iljinskajae (12—13)*: *12* — экз. 4256/23-9, Камчатка, р. Снатол, напанская свита, палеоцен; *13* — экз. 4256/23-13, там же. *P. integrifolia (14—20)*: *14* — экз. 4257/17-22, голотип; Маслова, Фотьянова, 1990, Камчатка, бухта м. Ребро—м. Геткилнин, ткапроваямская свита, верхи палеоцена—низы эоцена; *15* — экз. 3858/12-16, Камчатка, р. Анадырка, тигильская серия, средний эоцен; *16* — экз. 4257/14-8; там же, где фиг. 10;



17 — экз— 4256/5-41; Камчатка, р. Снатол, верхи хулгунской свиты, даний?—нижний палеоцен; *18* — *P. aculeata*: экз. 66/731, голотип, Климова, 1988, Приморский край, р. Амгу, гранатовая толща, нижний—средний миоцен; *19* — *P. semota*, паратип, экз. 20097, Hickey, 1977, sub nom. *Protophyllum semotum*, штат Северная Дакота, формация Голден Вэлли, верхний палеоцен; *20* — *Platanus* sp., номер экз. не указан; Камаева, 1982, sub nom. *Protophyllum* sp., Приамурье, кивдинская свита, палеоцен. *P. mabutii (21—25)*: *21* — номера коллекции и образца не указаны, лектотип, Oishi, Huzioka, 1943; Сахалин, найбутинская свита, нижний—средний эоцен; *22* — экз. 4253/2ж-13, там же; *23* — экз. 4251/7д-41, Сахалин, р. Онор, изолированный блок угленосных отложений, средний? эоцен; *24* — экз. 4251/7д-30, там же; *25* — экз. 655-18а, Аблаев, Соломоновская, 1975; Приморье, хасанская свита, верхний эоцен. *P. basicordata (26—27)*: *26* — экз. 1285, голотип, Буданцев, 1983, Камчатка, бухта м. Ребро—м. Геткилнин, нерасчлененные камчикская и ткапроваямская свиты, палеоцен—низы эоцена; *27* — экз. 3862/3-14, Камчатка, бухта Подкагерная, иргирнинская свита, верхний эоцен; *28* — *P. rectinervis*, голотип, Hollick, 1936. *P. asymmetrica (29—32)*: *29* — экз. 4255/4-1, голотип Маслова, Фотьянова, 1990; Камчатка, мыс Южный, континентальная толща, верхний эоцен; *30* — экз. 4255/4-2, там же; *31* — экз. 4255/4-7, там же; *32* — экз. 4257/8-7, Камчатка, бухта м. Ребро—м. Геткилнин, ткапроваямская свита, верхи палеоцена—низы эоцена.

(1943; tab. 16, fig. 1; tab. 17, fig. 1) *P. aceroides* фрагментарен и определим только до рода. Также фрагментарны и неопределимы до рода остатки растения, описанные как *P. aceroides* (Tanai, 1961) из миоценовых отложений Японии. Таким образом, на востоке Азии достоверные находки *P. aceroides* неизвестны.

P. chaneyi из среднеэоценовых отложений формации Хисима Такасима группы северо-западного Кюсю (Matsuo, 1967) к роду *Platanus* не относится, поскольку обладает мелко и равномерно зубчатым краем с притупленными верхушками зубцов, причем зубчатость начинается от основания листа и практически от основания всех лопастей, что совершенно не типично для рода *Platanus*.

P. guillelmae укладывается в пределы изменчивости бывшего *P. aceroides* и включен в синонимику приоритетного *P. platanifolia* (Ископаемые. . ., 1974). *P. cuneifolia* известен из позднемеловых отложений формации Тамагава (коньяк—нижний сантон), Савайяма (кампан) северо-восточного Хонсю (Tanai, 1979) и из датских тахобинских отложений Приморья (Аблаев, 1974).

P. huziokae (Suzuki, 1958) относится, вероятно, к роду *Sassafras* по следующим признакам: круто восходящие вторичные жилки, отходящие высоко от основания, эллиптическая в очертаниях форма лопастей со слабо заостренной верхушкой.

«*Platanus*» *raynoldsii* установлен в цагаянской флоре датского возраста в Амурской обл. (Красилов, 1976). По мнению этого исследователя, все многочисленные сильно разнящиеся морфотипы связаны взаимопереходами, что послужило основанием для отнесения их к одному виду. Однако крайние формы настолько отличаются, что вполне могут быть отнесены к различным родам (например, к роду *Viburnum* L.). Признаки строения кутикулы «*Platanus*» *raynoldsii* подтверждают его близость к роду *Platanus*, тогда как ассоциирующие с листьями репродуктивные органы отличны от соответствующих органов современного рода (Красилов, 1976).

Род *Platanus* в течение позднего мела и кайнозоя играл различную роль во флоре и растительности разноширотных областей Восточной Азии. Существует две точки зрения на время появления в растительном покрове Восточной Азии рода *Platanus*. Согласно одной из них, в позднем мелу наряду с разнообразными родами платанообразных появляется «настоящий» род *Platanus*; развитие этих групп шло как бы параллельно (Буданцев, 1975; Герман, 1988). Иную позицию занимает В. А. Красилов (1976; 1979), согласно которой настоящий род *Platanus* появляется только начиная с дания. Более того, высказано предположение, что раннепалеогеновый «*Platanus*» *raynoldsii* может относиться к вымершему роду платанообразных *Credneria* (Красилов, 1976).

На крайнем северо-востоке Азии (Камчатка, Корякское нагорье), по данным А. Б. Германа (1988), платан появляется в туроне (*P. primaeva* Lesq., *P. newberryana* Heer), причем уже в роли доминанта в захоронениях. В коньяке установлен только один вид — *P. prisca* Herman (Герман, 1989). В маастрихте платаны, неопределимые до вида, встречаются в обилии. Красилов (1979) связывает доминирование платанообразных с относительно холодным климатом. Видимо, именно этим можно объяснить меньшую роль платана в течение позднего мела в более южных широтах Восточной Азии (Япония), где в силу существовавшей широтной климатической зональности климат был значительно теплее, чем на крайнем северо-востоке Азии. В целом же для рода *Platanus* в позднем мелу отчетливо выявляется низкое видовое разнообразие — не более двух видов для отдельных веков (Герман, 1988).

С наступлением кайнозоя происходит адаптивная радиация рода *Platanus*; установлено, что в палеоцене на востоке Азии одновременно существовало около 10 видов платанов. По-видимому, палеоцен—средний эоцен можно рассматривать как время устойчивого видового разнообразия этого рода (рис. 3). В это время отмечается и большое количественное участие платанов в захоронениях. Древние виды платанов в раннем кайнозое, видимо, обладали значительной толерантностью, входя в зональные и интразональные растительные сообщества.

К началу эоцена в Дальневосточном регионе вымирает наиболее древний вид платанов — *P. nobilis*; на западе Северной Америки он удерживается в составе растительного покрова по средний эоцен включительно. Далее в истории развития рода отмечается два уровня вымирания: на рубеже среднего и позднего эоцена (*P. acutiloba, P. integrifolia, P. zhuravlevii*) и эоцена и олигоцена (*P. asymmetrica, P. basicordata, P. iljinskajae, P. mabutii*) (рис. 3). Однако в эоцене история рода *Platanus* в Дальневосточном регионе не завершается. Свидетельством тому служат немногочисленные находки платанов в олигоцене и миоцене. На северо-западе Камчатки в Пенжинской губе у пос. Манилы в туфогенных отложениях велолныкской свиты раннего олигоцена присутствуют отпечатки платанов, не определимые до вида вследствие их плохой сохранности, но безусловно, примыкающие к группе раннекайнозойских платанов. В позднем олигоцене платаны неизвестны, а в миоцене установлен единственный дальневосточный вид — *P. aculeata* (Климова, 1988), на наш взгляд, близко родственный *P. integrifolia. P. aculeata* — последний вид в геологической летописи платанов Дальневосточного региона; в позднем миоцене и плиоцене, а также в современной флоре платаны здесь отсутствуют.

В сравнительном плане интересно кратко осветить историю рода *Platanus* на Тихоокеанском обрамлении Северной Америки, включая Аляску (Ward, 1887, 1888, 1890; Berry, 1914; Hollick, 1936; MacGinitie, 1941, и др.).

В позднем мелу видовой состав рода здесь более разнообразен, чем на востоке Азии (*P. affinis* Lesq., *P. newberryana, P. primaeva, P. septentrionalis* Hollick; в маастрихте к ним присоединяется *P. nobilis*). Виды *P. newberryana, P. nobilis, P. primaeva* переходят мел—палеогеновый рубеж, на котором разнообразие платанов увеличивается, появляются *P. haydenii* Newb., *P. raynoldsii, P. rectinervis, P. rhomboidea* Lesq. Меловые и раннепалеогеновые платаны сохраняют связь с таковыми востока Азии. Общими для них являются *P. newberryana, P. primaeva, P. nobilis*; близкими, возможно, викарирующими видами являются *P. basicordata* и *P. rectinervis.* Дальнейшая геологическая история североамериканских платанов иная, чем восточно-азиатских. На востоке Азии идет однонаправленный процесс вымирания платанов; в Северной Америке на смену раннепалеогеновым платанам в эоцене появляются новые эндемичные виды (*P. appendiculata* Lesq., *P. coloradensis* Knowlt.) (MacGinitie, 1941). В раннем олигоцене историю рода продолжает *P. florissantii* MacGinitie, причем этот вид проявляет значительную близость с *P. nobilis* и, по-видимому, продолжает линию развития этого чрезвычайно широко представленного в маастрихт—эоцене Северной Америки вида. Довольно разнообразно и широко представлены миоценовые (включая переходные мио-плиоценовые) платаны. Это *P. aspera* Newb., *P. condonii* (Newb.) Knowlt., *P. bendirei* (Lesq.) Wolfe, *P. dissecta* Lesq. Широко представлены платаны и в современной флоре Северной Америки, тогда как в Восточной Азии сохранился в ограниченном ареале единственный своеобразный вид *P. kerrii*, родственные связи которого с вымершими дальневосточными платанами не проявляются. Интересно отметить, что группа современных североамериканских видов (*P. racemosa, P. lindeniana, P. glabrata, P. wrightii*), безусловно, является унаследованной от платанов линии развития *P. nobilis* — *P. florissantii*. Достоверных остатков *P. aceroides*, на наш взгляд, на западе Северной Америки нет, так что этот вид является исключительно европейским, преимущественно неогеновым видом.

Ниже даются краткие сведения о палеогеновых платанах Дальнего Востока. *P. asymmetrica, P. integrifolia, P. mabutii* ранее описаны нами (Маслова, Фотьянова, 1990). Необходимость описания других видов вытекает из изменения их объемов, расширения географии находок и уточнения их стратиграфического распространения.

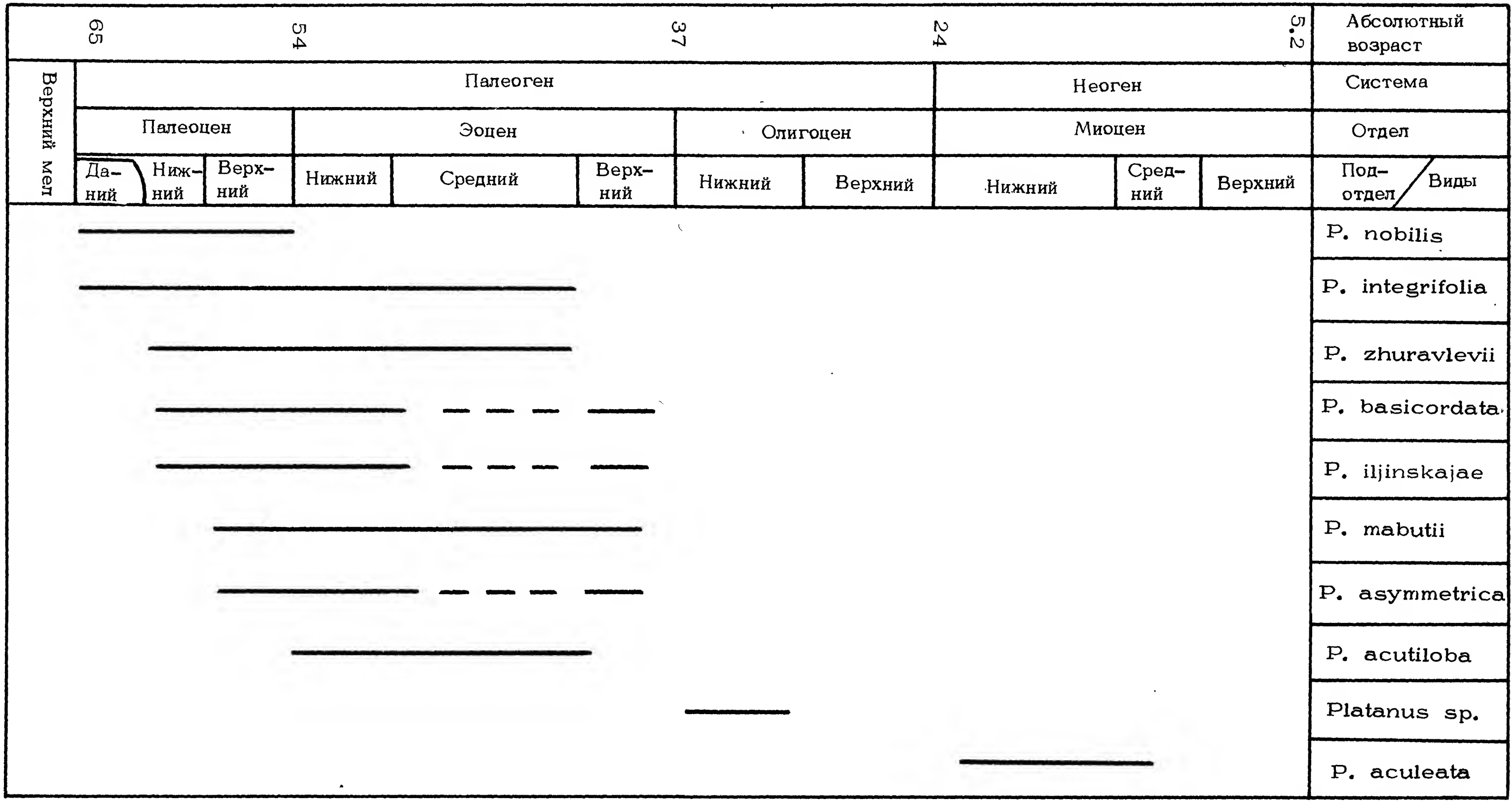


Рис. 3. Стратиграфическое распространение кайнозойских видов платанов в Дальневосточном регионе. Приводится уточненный возраст рассматриваемой толщи. Ранее она относилась к палеоцену (Маслова, Фотьянова, 1990).

Platanus acutiloba Borsuk

Platanus acutiloba Borsuk.; Борсук, 1956 : 59, рис. 7, 8; табл. 13, фиг. 1, 3. Ископаемые цветковые растения СССР, 1974: 142, табл. 65, фиг. 3, 4; Медюлянов, 1975 : 29, р. р., табл. 5, фиг. 2, 3; Сычева, 1977; 26 р. р., табл. 10, фиг. 4.

Голотип: № 85, кол. 6874, ЦНИГРМ; отпечаток листа; западный Сахалин, падь Солдатская, обн. 705; нижнедуйская свита, нижний—средний эоцен; Борсук, 1956; 59, рис. 7; табл. 13, фиг. 1. Вторично изображен: Ископаемые цветковые растения СССР, 1974; 142, табл. 65, фиг. 3; указание местонахождения голотипа (Пильво) ошибочно.

Материал. 3 неполных отпечатка листьев.

Сравнение. Автор вида отмечает сходство листьев *P. acutiloba* и *P. aceroides*. *P. acutiloba* отличается относительной мелколистностью, сближенностью вторичных жилок, небольшими частыми заостренными зубцами.

Местонахождения и распространение. Средний—верхний эоцен. Сахалин: р. Красноярка,*[2] нижнедуйская свита; р. Углегорка, снежинкинская свита, нижняя подсвита.

Platanus basicordata Budants.

Platanus basicordata Budants: Буданцев, 1983 : 135, табл. 24.

Голотип: № 1285, кол. 960-9; БИН АН СССР, отпечаток листа; западная Камчатка, мыс Ребро; нерасчлененные камчикская и ткапроваямская свиты, средний—начало позднего эоцена; Буданцев, 1983 : 135, табл. 24; возраст уточняется как палеоценовый—раннеэоценовый.

Материал. 6 неполных отпечатков листьев.

Сравнение. Сходен с *P. rectinervis* из третичных отложений Аляски (Hollick, 1936).

Местонахождения и распространение. Палеоцен—эоцен. Палеоцен. Западная Камчатка, бухта Чемурнаут,* камчикская свита. Верхи палеоцена—низы эоцена. Западная Камчатка, бухта м. Ребро—м. Геткилнин,* ткапроваямская свита.

Platanus nobilis Newb.

Platanus nobilis Newberry, 1868 : 67; 1878, tab. 17; ejusd. 1898 : 106, tab. 34; Ward, 1887 : 35, tab. 16; Борсук, 1952 : 28, табл. 6, 7; Brown, 1962 : 64, tab. 29, fig. 1, 3, 5, 6; Аблаев, 1974 : 91, р. р., табл. 10, фиг. 1, 2; Ископаемые цветковые растения СССР, 1974 : 136, табл. 85; Hickey, 1977 : 131, tab. 31, fig. 1, 2. — *Platanus basilobata* Ward, 1887 : 35, tab. 17, tab. 18, fig. 1—3, 3a, tab. 19; Bell, 1949 : 58, p. p., tab. 42, tab. 43, fig. 2, 3. — *Aralia digitata* Ward, 1887 : 62, tab. 27, fig. 3—5; tab. 28, fig. 1. — *Aralia? gracilis* Ward, 1888; 236, tab. 39, fig. 1. — *Macginitiea gracilis* Wolfe, Wehr, 1987 : 14, tab. 6, fig. 1—4.

Голотип: № 251; Вашингтон, USNM; отпечаток почти полного листа с черешком; Северная Америка, Форт Кларк; палеоцен; Newberry, 1878; tab. 17; ejusd. 1898: 106, tab. 34; третий раз изображен в «Ископаемых цветковых растениях СССР», 1974 : 136, табл. 85.

Материал. 2 неполных отпечатка листьев.

Сравнение. Морфологически обособленный вид, сходный только с *P. florissantii*, который имеет, однако, более вытянутые и узкие лопасти, края которых параллельны, и иное третичное жилкование.

---

[2] Из обозначенных звездочкой местонахождений авторы располагают коллекционным материалом.

Замечания. В объем вида включен *P. basilobata* Ward, обладающий базальными лопастями (придатками). Все остальные признаки *P. basilobata* укладываются в пределы изменчивости *P. nobilis*. Известно, что у современного *P. occidentalis* листья бывают с базальными лопастями и без них, причем первые встречаются в основном у молодых проростков и пневой поросли (Ward, 1890). По нашему мнению, наличие базальных лопастей при схожести всех остальных признаков не является достаточным для выделения нового вида.

Местонахождения и распространение. Маастрихт—средний эоцен. Маастрихт. Восточный Вайоминг, стратотип формации Ланс. Маастрихт—даний. Колорадо, формация Ратон. Даний. Восточный Вайоминг, формация Форт Юнион, верхняя часть; Западная Альберта, формация Паскапу. Даний? — нижний палеоцен. Приморье, тахобинская свита; штат Монтана, формация Феррис; штат Колорадо, формации Мидл Парк, Коалмонт. Палеоцен. Камчатка, бухта Чемурнаут,* камчикская свита. Верхний палеоцен. Северная Дакота, формация Голден Вэлли, пачка Био Ден. Средний эоцен. Штат Вашингтон, формация Клондайк.

Platanus zhuravlevii Medjulianov

Platanus zhuravlevii Medjulianov, Медюлянов, 1975 :26, p. p., табл. 3, фиг. 1; табл. 4, фиг. 1, 9, «zhuravlevi» — *Platanus aceroides* auct. non Goepp.: Oishi, Huzioka, 1943 : 106, p. p., tab. 15(1), tab. 16(2), fig. 2. — *Platanus aceroides* subsp. *yubariensis* Endo, 1963 : 133, tab. 20, fig. 3.

Голотип: № 1301/48-98; ЦЛ СТГУ; неполный отпечаток листа; южный Сахалин, бассейн р. Найбы, р. Красноярка, кл. Угольный; найбутинская свита, нижний—средний эоцен; Медюлянов, 1975: 26, табл. 3, фиг. 1.

Материал. 1 почти полный лист и 12 неполных отпечатков листьев.

Местонахождения и распространение. Палеоцен—средний эоцен. Палеоцен. Западная Камчатка, бухта м. Ребро—м. Геткилнин,* камчикская свита. Верхи палеоцена—низы эоцена. Западная Камчатка, бухта м. Ребро—м. Геткилнин,* ткапроваямская свита. Нижний—средний эоцен. Сахалин: р. р. Найба,* Красноярка,* нижнедуйская свита. Средний эоцен. Хоккайдо, Исикари угольный бассейн, серия Уруйя, угленосные слои. Верхи среднего эоцена. Хоккайдо, Исикари угольный бассейн, вудвардиевая формация.

***Platanus iljinskajae* N. Maslova sp. nov.**[3]

(рис. 2, *12, 13*; см. таблицу)

Материал. 5 отпечатков листьев различной сохранности.

Описание. Листовая пластинка четко 3-лопастная, отношение ее длины к ширине равно 1.0—1.1. Центральная лопасть короткая, в основании широкая, к верхушке быстро сужается. Верхушки лопастей полностью не сохранились, но, предположительно, они имеют слегка вытянутую, острую форму. Основание выемчатое. Край листовой пластинки зубчатый. Зубцы мелкие, острые, в числе 3—5 на 1 см. Базальная сторона зубца больше апикальной. Бухты между лопастями зубчатые. Базальные жилки слегка дуговидные, по мощности примерно равны главной, отходят супрабазально, направлены под углом 40—50°. Базископические жилки дуговидные, в числе 8—9, нередко дважды или трижды ветвятся, нижняя жилка дает до 8—10 ответвлений. Ниже места отхождения базальных жилок имеются 2—3 тонкие инфрабазальные жилки, которые иногда дают ответвления. Вторичных жилок 7—8 пар, они прямые или слегка дуговидные, нередко 1—2 раза ветвятся. Угол между главной и вторичными жилками составляет 40—50°. Третичные жилки разветвленные или неразветвленные, на 1 см длины вторичной жилки их приходится до 3—4. Угол между главной и третичными жилками в нижней части листа составляет примерно 130 °, в верхней — уменьшается до 90°.

---

[3] Вид назван в честь палеоботаника И. А. Ильинской.

Голотип: № 23/9; кол. 4256, ПИН АН СССР, Москва; неполный отпечаток листа; западная Камчатка, р. Снатол, верхи напанской свиты, палеоцен; рис. 2, 12; табл. 1.

Сравнение. Сходен с *P. acutiloba*. Отличается большим числом вторичных и базископических жилок, формой лопастей, а также характером зубчатости.

Местонахождения. Западная Камчатка: р. Снатол,* верхи напанской свиты, палеоцен; бухта Чемурнаут, мыс Чемрыл,* ткапроваямская свита, верхи палеоцена—низы эоцена; бухта Подкагерная,* иргирнинская свита, верхний эоцен.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аблаев А. Г. Позднемеловая флора Восточного Сихотэ-Алиня и ее значение для стратиграфии. Новосибирск: Наука, 1974. 179 с. — *Аблаев А. Г., Соломоновская В. П.* К стратиграфии флороносных слоев Хасанского района Юго-Западного Приморья // Материалы по палеоботанике и стратиграфии континентальных отложений советского Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1975. С. 5—15. — *Борсук М. О.* Ископаемая флора верхнемеловых отложений Приморья (р. Тахобе). М.: Госгеолтехиздат, 1952. 70 с. — *Борсук М. О.* Палеогеновая флора Сахалина. М.: Госгеолтехиздат, 1956. 131 с. — *Буданцев Л. Ю.* Морфология листьев и таксономия родов *Protophyllum* Lesq. и *Pseudoprotophyllum* Hollick. // Вопросы сравнительной морфологии семенных растений. Л.: Наука, 1975. С. 90—107. — *Буданцев Л. Ю.* История арктической флоры эпохи раннего кайнофита. Л.: Наука, 1983. 156 с. — *Вахрамеев В. А.* Платанообразные позднего мела // Очерки геологии и палеонтологии Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1976. С. 66—78. — *Герман А. Б.* Этапы развития позднемеловой флоры северо-востока СССР // Проект 245 «Корреляция неморских меловых отложений» МПГК. М.: Ротапринт ГИН АН СССР, 1988. 23 с. — *Герман А. Б.* Новые покрытосеменные из коньякских отложений северо-западной Камчатки // Палеонтол. журн. 1989. № 2. С. 89—100. — *Деревья* и кустарники СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. Т. 3. 871 с. — *Ископаемые* цветковые растения СССР. Л.: Наука, 1974. Т. 1. 187 с. — *Камаева А. М.* Флора кивдинской свиты Приамурья // Новые данные по стратиграфии и палеогеографии Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1982. С. 70—78. — *Климова Р. С.* Некоторые представители теплолюбивых растений из миоцена Приморского края // Палеонтол. журн. 1988. № 1. С. 92—99. — *Красилов В. А.* Цагаянская флора Амурской области. М.: Наука, 1976. 92 с. — *Красилов В. А.* Меловая флора Сахалина. М.: Наука, 1979. 182 с. — *Маслова Н. П., Фотьянова Л. И.* Ревизия *Platanus mabutii (Platanaceae)* и новые виды палеогеновых платанов Дальнего Востока // Бот. журн. 1990. Т. 75, № 5. С. 699—706. — *Медюлянов В. И.* Палеогеновые платаны Сахалина и их стратиграфическое значение // Материалы по палеоботанике и стратиграфии континентальных отложений советского Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1975. С. 24—35. — *Сычева О. А.* Раннепалеогеновая флора Углегорского района Сахалина и ее значение для стратиграфии. // Фауна и флора кайнозоя северо-запада Тихоокеанской области. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1977. С. 3—38. — *Федоров А. А., Кирпичников М. Э., Артюшенко З. Т.* Атлас по описательной морфологии высших растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 302 с. — *Bell W. A.* Uppermost cretaceous and paleocene floras of Western Alberta // Geol. Surv. Bull. 1949. N 13. 231 p. — *Berry E. W.* Notes on the geologic history of *Platanus* // Plant World. 1914. Vol. 17, N 1. P. 1—8. — *Brown R. W.* Paleocene flora of the Rocky Mountains and Great Plains // U. S. Geol. Surv. Prof. Pap. 1962. Vol. 375. 119 p. — *Dilcher D. L.* Approaches to the identification of Angiosperm leaf remains // Bot. Rev. 1974. Vol. 40, N 1. P. 1—157. — *Endo S.* On the genus *Platanus* from Hokkaido, Japan // Trans. Proc. Paleont. Soc. Japan, N. S. 1963. N 52. P. 133—134. — *Hickey L. J.* Classification of the architecture of dicotyledonous leaves // Amer. J. Bot. 1973. Vol. 60, N 1. P. 17—34. — *Hickey L. J.* Stratigraphy and paleobotany of the Golden Valley formation (early tertiary) of western North Dakota // Wash. Divis. Paleobot. Smithsonian Inst. 1977. 181 p. — *Hollick A.* The tertiary floras of

Alaska // U. S. Geol. Surv. Prof. Pap. 1936. N 182. 185 p. — *MacGinitie H. D.* A middle eocene flora from the central Sierra Nevada // Carnegie Inst. Wash. Publ. 1941. Vol. 534. 178 p. — *Matsuo H.* Palaeogene floras of Northwestern Kyushu. Part 1 : The Takashima flora // Ann. Sci. Kanazawa Univ. 1967. Vol. 4. P. 15—90. — *Newberry J. S.* Notes on the later extinct floras of North America with descriptions of some new species of fossil plants from the Cretaceous and Tertiary strata // Lyc. Nat. History New York Ann. 1968. Vol. 9. P. 1—76. — *Newberry J. S.* Illustrations of Cretaceous and Tertiary plants of the Western Territories of the United States // U. S. Geol. Surv. Terr. 1878. — *Newberry J. S.* The later extinct floras of North America // U. S. Geol. Surv. Wash. 1898. 295 p. — *Oishi S., Huzioka K.* On the tertiary *Platanus* from Hokkaido and Karahuto // J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. 1943. Vol. 7. P. 103—115. — *Suzuki K.* New Neogene species of *Platanus* from Japan // Sci. Report Fac. of Art and Sci., Fukushima Univ. 1958. N 7. P. 37—44. — *Tanai T.* Neogene floral change in Japan // J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. 4. Geol. Mineral. 1961. Vol. 11, N 2. P. 119—398. — *Tanai T.* Late cretaceous floras from the Kuji district, Northeastern Honshu, Japan // J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. 4. 1979. Vol. 19, N 1—2. P. 75—136. — *Ward L. E.* Types of the Laramie Flora // U. S. Geol. Surv. Bull. 1887. N 37. 354 p. — *Ward L. F.* The paleontologic history of the genus *Platanus* // Proc. U. S. Nat. Mus. 1888. Vol. 11. P. 39—48. — *Ward L. F.* Origin of the plane-trees // Amer. Nat. 1890. Vol. 24, N 285. P. 797—810. — *Wolfe J. A., Wehr W.* Middle eocene dicotyledonous plants from Republic, Northeastern Washington // U. S. Geol. Surv. Bull. 1987. 25 p.

Палеонтологический
институт АН СССР,
Москва.

Получено 3 II 1989.

SUMMARY

The revision of some *Platanus* species from the Eastern Asia has been carried out. The history of the genus in the Far East has been considered and then compared with that of the Pacific ocean coast of the North America together with Alaska. The brief characteristics of leaf morphology are presented. Five species of Palaeogene from the Far East were described (one of them being the new one) and their geographical and stratigraphical distribution were stated.

УДК 581.9(=924.72/.76)(=924.43)(=924.61) : 582.675.1

© 1991

А. Г. Еленевский, Т. Г. Дервиз-Соколова

АЛЬПО-ПИРЕНЕЙСКИЕ СВЯЗИ ФЛОРЫ КАВКАЗА НА ПРИМЕРЕ ВИДОВ РОДА *RANUNCULUS* (*RANUNCULACEAE*)

A. G. ELENEVSKY, T. G. DERVIZ-SOKOLOVA. THE CONNECTIONS OF THE CAUCASIAN FLORA WITH THE FLORAS OF ALPS AND PYRENEES WITH SOME SPECIES OF THE GENUS *RANUNCULUS* (*RANUNCULACEAE*) TAKEN AS AN EXAMPLE

В статье рассматривается таксономия и географическое распространение видов группы *Montani* секции *Ranunculus*. Обсуждается происхождение группы и взаимоотношения между видами. Группу *Montani* можно считать монофилетическим таксоном кавказского происхождения с анцестральным видом, близким современному *R. oreophilus* Bieb. Особое внимание обращается на случаи параллельного видообразования в различных горных системах.

В статье рассматривается главным образом группа *Montani* секции *Ranunculus* рода *Ranunculus* L., обладающая обширным ареалом от Пиренеев через Альпийские и Карпатские горные системы, Крым и Кавказ до Малой Азии и хребтов Северного Ирана. Наибольшая концентрация видов — на Большом Кавказе и в Альпах, чуть меньше — в Пиренеях, хотя и там удельный вес группы среди высокогорных представителей рода достаточно значителен. На Большом Кавказе, по нашим представлениям, обитают 7 видов, в Альпах — 5—6 видов, в Пиренеях — 4—5, в Карпатах — 2—3, на Балканском п-ве — 2—3, в Апеннинах — 1—2, в Малой Азии — 2—3, в Крыму и на Корсике по 1 виду. Общий объем группы можно оценить в 17—18 видов. Бо́льшинство таксонов эндемичны для определенных горных систем, около 25 % видов можно отнести к узким эндемикам. Единственное исключение представляет *R. oreophilus* Bieb., распространенный почти по всему ареалу секции.

Группа *Montani* — высокогорная группа лютиков. Большинство кавказских видов вообще не спускается до лесного пояса, а некоторые хотя и заходят в субальпийские березняки или даже на опушки и поляны хвойных и широколиственных лесов верхнего пояса, но максимальная численность их популяций наблюдается на субальпийских лугах. Наконец, такие высокогорные петрофиты, как *R. lojkae* Somm. et Lev. и *R. crassifolius* (Rupr.) Grossh. практически не спускаются ниже 3000 м над ур. м. Европейские же виды этой группы не все поднимаются до границы снегов, причем лишь восточно-европейский *R. ruscinonensis* E. Landolt не спускается ниже 1500 м над ур. м., некоторые виды доходят и до 500 м над ур. м. В целом границы распространения видов в Альпах, Юре и Пиренеях лежат ниже, чем на Кавказе. В литературе (Landolt, 1953, 1956) указывается на приуроченность альпо-пиренейских видов группы к определенным горным породам, причем большинство видов считается кальцефилами, или кальцефобами. К первым относятся, например, *R. gouani* Willd. и *R. carinthiacus* Hoppe, ко вторым — *R. grenierianus* Jord. По-видимому, аналогичная дифференциация имеет место и на Кавказе. Так, *R. abchasicus* Freyn — кальцефил, а *R. crassifolius*, как и *R. lojkae*, по-видимому, избегают известьсодержащих пород.

Обсуждаемая группа, которую, вероятно, надо рассматривать в ранге подсекции, занимает в пределах секции *Ranunculus* исключительное положение, в силу максимального видового разнообразия при сложности разграничения таксонов, обитающих часто симпатрически. Многие признаки, рассматривавшиеся как видовые, на самом деле лежат в пределах внутривидовой вариабельности. С другой стороны, за последнее время найдены морфологические особенности, несомненно существенные для таксономии, например наличие или отсутствие корневищ, детали строения орешков. Недостаточность сведений о внутривидовой изменчивости имело следствием описание довольно большого количества таксонов, которые в настоящее время в основном относятся к синонимам *R. oreophilus, R. montanus* Willd., *R. brachylobus* Boiss. et Hohen. и др.

Таксономическая ситуация в группе осложняется еще и наличием гибридов и гибридных популяций, которые в некоторых районах занимают достаточно обширные территории. В Южной Осетии, например, в зонах контакта широко распространенных здесь *R. oreophilus* и *R. brachylobus* возникает некоторое количество гибридов со смешанными признаками. Исключительную роль гибридизации в создании внутривидового многообразия горных европейских лютиков недавно показал W. Huber (1986).

R. oreophilus и *R. brachylobus* — диплоиды, однако тетраплоидный *R. baidarae* Rupr., по-видимому, также способен, хотя и не в такой степени, как *R. brachylobus*, гибридизировать с *R. oreophilus*. Возникающие при этом полиплоиды размножаются в дальнейшем апомиктически. Кроме *R. baidarae* и *R. crassifolius*, все кавказские представители группы — диплоиды. Тетраплоиды — заходящий на восток до Карпат *R. montanus* и узкоэндемичный (южные Альпы) *R. venetus* Huter ex Landolt. В Пиренеях тетраплоиды отсутствуют.

Представители группы *Montani* известны с 1800 г., когда C. L. Willdenow (1800) описал *R. montanus* и пиренейский *R. gouani*. Несколько позже A. P. De Candolle описывает свой *R. villarsii* DC. из нескольких пунктов французских и отчасти, видимо, итальянских Альп (Lamarck, De Candolle, 1805 : 228). В диагнозе подчеркиваются острые доли листьев («laciniis 3-fidis dentatis acutis»), в отличие от *R. montanus* («laciniis 3-fidis obtusis»). Видовой эпитет, данный De Candolle, впоследствии прилагается к различным таксонам группы *Montani* с острыми долями листьев, в том числе и к *R oreophilus*. Позже (Landolt, 1953) было выяснено, что De Candolle под названием *R. villarsii* смешивал различные виды и прежде всего, по-видимому, *R. aduncus* Gren. et Godr. и *R. oreophilus*. Таким образом, ситуация с *R. villarsii* вполне удовлетворяет статусу nomen confusum. Кстати, сам De Candolle подозревал тождество описанного в 1819 г. из Крыма и восточного Кавказа *R. oreophilus* Bieb. с *R. villarsii*, однако отнес его в синонимы к последнему со знаком вопроса (De Candolle, 1824). Другой вид, образец которого, по-видимому, хранится в гербарии De Candolle под названием *R. villarsii*, представляет собой описанный значительно позже *R. aduncus* (Grenier, Godron, 1847), кальцефильный вид, по облику несколько напоминающий кавказский *R. baidarae*, но с закрученными носиками орешков.

R. oreophilus — крайне изменчивый вид, в особенности по форме долей и зубцов прикорневых листьев. Неудивительно, что он неоднократно описывался под различными наименованиями как *R. acutilobus* Ledeb., *R. acutidentatus* Rupr. и т. д. Упоминавшийся уже кавказский вид *R. brachylobus*, прекрасно габитуально отличающийся от *R. oreophilus*, описан из Северного Ирана по сборам Кочи, но уже Ф. Рупрехтом (Ruprecht, 1869) указан для Кавказа, где он широко распространен, и во многих высокогорных районах очень обычен. Рупрехт вообще немало сделал для познания кавказских лютиков данной группы. Им был описан *R. baidarae*, оказавшийся тетраплоидом, и обращено внимание на своеобразие центрально-кавказской расы лютиков сланцевых осыпей также тетраплоидного *R. crassifolius*. Господствовавшая, впрочем, на протяжении XIX в.

типологическая концепция неизбежно отразилась и на понимании объема видов кавказских лютиков. Целый ряд видов, описанных в этот период, в основном отражает внутривидовую изменчивость *R. oreophilus* и *R. brachylobus.*

В качестве нового этапа таксономического изучения кавказских лютиков можно рассматривать обработку Н. А. Буша (1903), выполненную в рамках географо-морфологического метода. Бо́льшая часть лютиков рассматриваемой группы представляет собой, по мнению автора, подвиды *R. villarsii,* хотя ареалы некоторых из них почти полностью совпадают, например *R. oreophilus* и *R. brachylobus.*

В обработке рода *Ranunculus* для «Флоры СССР» П. Н. Овчинников справедливо уклонился от принятия категории ряда и объединил наши лютики в цикл *Oreophili* Ovcz. При этом он описал 3 новых вида (Овчинников, 1937) и, следуя Бушу, ошибочно включил в число кавказских видов описанный из Греции *R. sartorianus* Boiss. et Heldr. Таким образом, число видов в цикле *Oreophili* достигло 13. Взгляды последующих авторов на объем видов далеко не совпадают, поскольку отражают субъективные представления о границах изменчивости. Так, А. А. Гроссгейм (1950) признает лишь 7 видов, обосновывая в комментариях отнесение некоторых видов в синонимы (с. 297), а Л. М. Кемулярия-Натадзе (1966) в монографии, посвященной лютиковым Кавказа, доводит число лютиков обсуждаемой группы даже до 14 вместе с новым видом *R. makaschwilii* Kem.-Nath.

Первые цитотаксономические исследования (Соколовская, Стрелкова, 1940) выявили в пределах данной группы наличие тетраплоидов, что подтвердилось последующими исследованиями. Суммированные данные приведены в обобщающей статье Т. Б. Александровой (1967). К сожалению, сейчас невозможно установить в точности,к каким именно таксонам относятся многие определения хромосом. Однако ясно, что тетраплоидные числа связаны не с одним морфологическим типом. Предпринятые нами цитотаксономические исследования лютиков Сванетии и Юго-Осетинской АО (хромосомные числа определены С. В. Клецовым) внесли, на наш взгляд, некоторую ясность в ситуацию. Основные результаты вкратце отражены в нашем конспекте лютиков Кавказа (Еленевский, Дервиз-Соколова, 1989) и более подробно освещаются в настоящей статье.

Группа *Montani* — довольно хорошо отграниченная группа горных желтоцветковых лютиков с 3-раздельными до середины прикорневыми листьями. В противоположность *R. nemorosus* DC. и *R. polyanthemos* L. они не обладают бороздчатыми цветоножками, а от *R. acris* L., *R. propinquus* C. A. Mey. и родственных им видов отличаются опушенным цветоложем. Как и во многих группах рода *Ranunculus*, к числу крайне нестойких признаков относятся здесь форма долей и конечных зубцов листьев, очертание листовой пластинки. Именно по состоянию данных признаков, подверженных резким колебаниям даже в пределах одной субпопуляции, описывались многочисленные виды. Исключительно вариабельно и опушение как по густоте, так и по характеру расположения волосков, а также такие анатомические признаки, как толщина коры стеблей, форма и число пучков и др. (Landolt, 1953). Переходя далее к морфологическому обзору, мы прежде всего уделяем внимание таксономически значимым признакам, а также таким, которые дополняют характеристику группы.

Корневища. Недлинные, обычно косые корневища известны у *R. abchasicus, R. oreophilus,* но по крайней мере у последнего как факультативный признак. Сравнительно длинные горизонтальные корневища, по-видимому, характерны для *R. lojkae.* Укороченные корневища встречаются и у других видов.

Прикорневые листья. Как говорилось выше, форма конечных зубцов исключительно вариабельна и послужила источником ошибок — описаний *R. acutilobus, R. acutidentatus, R. ginkgolobus* Somm. et Lev. и др. Однако у *R. oreophilus, R. abchasicus, R. crassifolius* и других зубцы в общем острые или заостренные, тогда как у *R. brachylobus*, как и у *R. montanus*, они совершенно тупые и даже округлые. Этот признак придает особое своеобразие группировкам *R. brachylobus*, особенно в тех случаях, когда они изолированы от *R. oreophilus* и отсутствуют гибридные особи. Весьма характерны прикорневые листья *R. lojkae* и *R. abchasicus*. У первого листья мелкие, ширина пластинки часто превышает длину (10—20 мм дл. и 9—30 мм шир.), зубцы по сравнению с общими размерами листовой пластинки крупные, отчего листовые пластинки выглядят ажурными. У *R. abchasicus* сегменты листьев очень узкие, длинноклиновидные, с крупными узкими заостренными зубцами. Иногда существенны консистенция и окраска листьев. Это прежде всего касается довольно тонких различий между *R. oreophilus* и *R. crassifolius*. Последний, населяющий сланцевые осыпи высокогорий Центрального Кавказа, обладает сизоватыми, более толстыми листьями в целом с более узкими долями, что прекрасно видно в природе и достаточно заметно на гербарном материале.

Стеблевые листья. Обычно присутствуют в числе 1—2 и по сравнению с прикорневыми листьями более или менее редуцированы, как правило, до сидячих триждырассеченных листьев, с совершенно цельнокрайними долями. Только у *R. balkharicus* N. Busch стеблевые и прикорневые листья почти не отличаются друг от друга. В этом отношении *R. balkharicus* представляет собой расу, параллельную пиренейскому *R. gouani*.

Цветок. Как было сказано выше, для всей рассматриваемой группы характерна опушенная ось цветка. Однако опушение в неодинаковой степени развито у разных видов. Кроме того, имеются различия в степени опушения зоны плодолистиков, промежуточной зоны и зоны тычинок. Так, особенно сильно опушена во всех частях ось у *R. oreophilus*. Напротив, у *R. brachylobus* опушена лишь зона плодолистиков, а у *R. abchasicus* в зоне плодолистиков имеются лишь отдельные волоски, а прочие части оси голые.

Плоды. В таксономии лютиков плоды имеют не меньшее значение, чем цветки. К сожалению, плодоносящие лютики представлены в гербариях очень скудно. Особенно это касается высокогорных видов. У группы *Montani* орешки слегка сплюснутые, несколько килеватые, с загнутым носиком, длина которого различна у разных представителей, однако никогда не достигает половины длины орешка, за исключением альпийского *R. aduncus*. У кавказских видов носик не превышает 1/3 длины орешка, причем наиболее крупные орешки известны у *R. oreophilus* и *R. baidarae*. Колебания здесь значительны даже в пределах одной популяции. Так, у *R. oreophilus* минимальная длина орешка 2.2 мм, максимальная — 3.9 мм. У некоторых видов, например у *R. brachylobus*, носики почти прямые.

Хромосомы. Многократные исследования практически всех видов показали наличие диплоидных и тетраплоидных видов. К последним относятся на Кавказе *R. crassifolius* и *R. baidarae*, в Альпах — *R. montanus* и *R. venetus*. Как и в большинстве других групп лютиков, число хромосом является также таксономическим признаком (цитотипы отсутствуют). Однако полиплоиды (по всей видимости, аутополиплоиды) морфологически очень близки к соответствующим диплоидам, составляя с ними пары близнецовых видов.

Таксономический конспект кавказских видов[1]

1. *R. oreophilus* Bieb. 1819. Fl. Taur.-Cauc. 3 : 383. — *R. hornschuchii* Hoppe 1826, in Sturm, Deutsch. Fl. Abt. 1, 12, Heft 46 : 11. — *R. acutilobus* Ledeb. 1842, Fl. Ross. 1 : 40. — *R. concinnatus* Schott, 1857, Österr. Bot. Wochenbl. 7, 23 : 182. — *R. inops* Schott, l. c. : 183. — *R. acutidentatus* Rupr. 1864, Fl. Ca-

---

[1] Мы ограничиваемся здесь синонимикой, эколого-географической характеристикой и таксономическими комментариями. Более подробная цитация приведена в нашей статье (Еленевский, Дервиз-Соколова, 1969).

ic. : 236. — *R. eriotorus* Jord. 1864, Diagn. Espec. Nouv. Mec. 1 : 69. — *R. villarsii* auct. non DC., nom. conf.: N. Busch, 1903, Fl. Cauc. Crit. 3, 3 : 162. — *R. villarsii* subsp. *acutilobus* (Ledeb.) N. Busch цит. соч. : 167. — *R. sartorianus* auct. Fl. Cauc. non Boiss. et Heldr. — *R. makaschwilii* Kem.-Nath. 1963, Зам. Сист. Геогр. Раст. (Тбилиси) 23 : 31.

Описан из Крыма (Lectotypus: «In planitiae montis Tschaterdagh», LE!). 2n=16.

От Пиренеев до востока Малой Азии и Северного Ирана. На Кавказе самый распространенный вид в диапазоне 2000—2500 м над ур. м. Излюбленные местообитания — умеренно выпасаемые низкотравные луга, щебнисто-мелкоземистые луговые склоны. Обилен в субальпийских березняках. Для петрофильных группировок не характерен. Безусловно, самый древний вид группы, на что правильно указывает Landolt (1956 : 111). Об этом говорит как ареал, так и максимальная среди видов группы *Montani* вариабельность листьев, деталей опушения, подземных органов, что, в частности, отражено в многочисленных наименованиях. По-видимому, может гибридизировать с *R. brachylobus*, хотя по детальным исследованиям Landolt (1953 : 59) гибриды *R. oreophilus* стерильны. В европейских горах *R. oreophilus* хорошо отличается от остальных видов прежде всего целиком опушенным торусом цветка, а также острыми зубцами листьев и их сравнительно широкими сегментами. На Кавказе теми же состояниями признаков характеризуется *R. baidarae*, отличия которого от *R. oreophilus* носят, по-видимому, количественный характер.

2. *R. baidarae* Rupr. 1869, Fl. Cauc. 22 : 286. — *R. ginkgolobus* Somm. et Lev. 1894, Тр. С.-Петерб. Бот. сада 13, 2 : 184. — *R. villarsii* subsp. *baidarae* (Rupr.) N. Busch 1903, Fl. Cauc. Crit. 3, 3 : 169. — *R. dzhavacheticus* Ovcz. 1937, Фл. СССР 7 : 744, 438.

Описан из Мегрелии («In locis fertilibus subalpinis ad rivulum Baidara alt. 6000 ped. 15 IX 1829». LE!)

2n=32 (Соколовская, Стрелкова, 1940, sub. *R. acutilobus*).

В основном на Центральном Кавказе, на полянах в верхнем лесном поясе, отчасти в субальпийских березняках. Не исключено произрастание в других районах, однако ареал выявлен не полностью из-за трудностей разграничения в гербариях с *R. oreophilus*. Отличается от последнего бóльшими размерами всего растения (до 40—45 см), а главное, более крупными прикорневыми листьями с широкими, часто налегающими друг на друга долями. Однако амплитуды изменчивости видов, очевидно, перекрываются, и достоверная идентификация по гербарному материалу возможна не во всех случаях. В популяциях *R. oreophilus* встречаются довольно крупные особи, приближающиеся по облику к *R. baidarae*. Однако они оказываются диплоидами. По всей видимости, *R. baidarae* — аутотетраплоид, более древний, чем *R. crassifolius*.

3. *R. crassifolius* (Rupr.) Grossh. 1930, Фл. Кавк. 2 : 119. — *R. villarsii* γ. *crassifolius* Rupr. 1864, Fl. Cauc.: 20, 286.

Описан из Карабаха («In regione alpina montes Kaepes-Dagh provinciae Karabach. Fl. Transcauc. 11 VII 1844. D-r Kolenati», LE!)

2n=32 (Соколовская, Стрелкова, 1948; неоднократно подтверждалось).

В основном Юго-Осетинская АО и прилежащие районы. Известен также с Карабаха и горы Большой Арарат. Типичный петрофит, обитающий на мокрых сланцевых осыпях, на высотах, близких к 3000 м над ур. м. Самый крупноцветковый вид группы.

Вид также очень близкий к *R. oreophilus* и возникший по крайней мере при его участии. Главное морфологическое отличие от последнего заключается в сизоватых и более толстых листьях и тетраплоидном числе хромосом. Цветки в среднем более крупные, а торус слабее опушен, чем у *R. oreophilus*. Кроме того, *R. crassifolius* обладает ярко выраженным эколого-географическим своеобразием. Идентичность центрально-кавказских и карабахских растений нуждается в подтверждении. Типовой образец Коленати, возможно, представляет собой *R. oreophilus* и тогда осетинское растение должно быть описано под новым наименованием.

4. *R. abchasicus* Freyn, 1893, Österr. Bot. Zeitschr. 43 : 373. — *R. sartorianus* auct. non Boiss. et Heldr.

Описан с Западного Кавказа («In monte supra jugum Klukhor ad Europam descendientem in rupium graniticorum rimis circ. 2800 m. 28 VIII 1890. Sommier et Levier», W). 2n=?

Западный Кавказ в пределах Абхазии и Краснодарского края (Теберда). По-видимому, редкий вид.

Автором (Freyn, 1893) отграничивался от *R. oreophilus* и других видов главным образом по длинным носикам орешков. Листья у *R. abchasicus* рассечены до основания пластинки и имеют очень узкие доли, как у европейского альпийского *R. carinthiacus*, к которому *R. abchasicus* особенно близок, представляя, по-видимому, параллельную расу. По сравнению с *R. carinthiacus* стебли *R. abchasicus* опушены более мелкими волосками, а стеблевые листья в бо́льшей степени редуцированы. По орешкам, возможно, сходен с западно-альпийско-пиренейским *R. aduncus*, однако плоды у *R. abchasicus* слабо изучены.

5. *R. brachylobus* Boiss. et Hohen. 1849, Boiss, Diagn. 1, 8 : 6. — *R. suaneticus* Rupr. 1869, Fl. Cauc. 1 : 21. — *R. gymnadenus* Somm. et Lev. 1894, Тр. С.-Петерб. Бот. сада 13, 2 : 181. — *R. villarsii* subsp. *brachylobus* (Boiss. et Hohen.) N. Busch 1903, Fl. Cauc. Crit. 33 : 169. — *R. buschii* Ovcz. 1937, Фл. СССР, 7 : 744, 443. — *R. tebulossicus* Prima, 1974, Бот. журн. 59, 3 : 369.

Описан из Ирана («In humidis montis Toschal pr. Tehran, 1800 m, Kotschy», K, G, LE!).

a) R. brachylobus subsp. *brachylobus*. 2n=16.

Особенно обилен на Западном Кавказе, включая Аджаро-Имеретинский хр., реже на Центральном и Восточном Кавказе и в других районах Закавказья. Хорошо отличается от всех предыдущих видов тупыми и даже округлыми зубцами прикорневых листьев, которые часто сходны с таковыми *R. montanus*. По сравнению с *R. oreophilus* более влаголюбивый вид, предпочитающий котловинки с тающими снежниками, берега ручейков и т. п. В некоторых районах, возможно, гибридизирует с *R. oreophilus*. Из многочисленных синонимов *R. brachylobus* следует остановиться на относительно недавно описанном из Чечено-Ингушетии *R. tebulossicus* (Прима, 1974). Единственное отличие последнего заключается в многолепестности (10—15 лепестков, согласно диагнозу). Однако изучение аутентиков В. М. Примы показывает, что далеко не все экземпляры обладают этим свойством, среди них встречаются и нормальные 5-лепестные. Вместе с тем увеличение числа лепестков проявляется время от времени, хотя и не в такой крайней степени, в различных частях ареала *R. brachylobus*, что отражено, например, в диагнозе *R. ginkgolobus*, который мы также относим в синонимы *R. brachylobus*. Вообще же, увеличение числа лепестков свойственно целому ряду лютиков различных групп, например *R. repens* L.

b) R. brachylobus subsp. *incisilobatus* Davis, 1960, Not. Roy. Bot. Gard. Edinb. 23 : 129. — *R. araraticus* (Rupr.) Grossh. ex Kem.-Nath. 1965, Ранал. Кавк. : 201.

Описан из Турции («Prov. Tunceli, Muncur-Dagh, 2400 m. 18 VII 1957, Davis, Hedge») (E, iso. — TBI). 2n=?

Армения, восточная часть Малой Азии, Севр. Иран. Раса с более узкими долями листьев и бо́льшей степенью рассеченности листа.

6. *R. lojkae* Somm. et Lev. 1894. Тр. С.-Петерб. Бот. сада 13 : 186.

Описан с Кавказа («Radscha in jugi Mamisson alpinis editioribus, 1886, B. Lojka», F). 2n=16 (определение С. В. Клецова, публикуется впервые).

Центральная часть Большого Кавказа от Мамисонского перевала до верховьев р. Ксани. Высокогорный криопетрофит, встречающийся на каменистых лужайках и окраинах тающих снежников на высотах 2600—3200 м над ур. м.

Вид несколько схожий по относительно узким и не налегающим друг на друга сегментам листьев с *R. carinthiacus* и *R. abchasicus*. По отношению к последним более высокогорная, крупноцветковая раса с одиночными цветками. S. Sommier и E. Levier (1894) неправильно указали в диагнозе бороздчатые цветоножки и отогнутые чашелистики, что, конечно, не свойственно рассматриваемой группе. Тем не менее отогнутые чашелистики указываются во многих последующих источниках (Овчинников, 1937; Гроссгейм, 1950 и др.).

7. *R. balkharicus* N. Busch, 1926, Тр. Бот. муз. АН СССР 19 : 79.

Описан из Балкарии («Балкари, Рцывашки, субальпийский луг, 2018 м, 30 VI 1925» LE!) 2n=?

Высокогорья Большого Кавказа от верховьев р. Черек Балкарский до верховьев р. Урух в пределах Кабардино-Балкарской АССР (Балкария) и Северо-Осетинской АССР (Дигория). Викарный по отношению к предыдущему субальпийский вид, встречающийся на высотах 2200—2700 м.

Сильно опушенный вид, габитуально схожий более с *R. grandiflorus* subsp. *davisii* A. Jelen. et Derv.-Sok. (с которыми его и сопоставляет автор; Буш, 1926, sub *R. anemonifolius* DC.), чем с видами группы *Montani*. Однако распростертые чашелистики, небороздчатые цветоножки и опушенное цветоложе убеждают в том, что *R. balkharicus* все же принадлежит к группе *Montani*. Закрученные носики орешков, заставившие автора вида сравнивать последний с *R. anemonifolius, R. constantinopolitanus* (DC.) D'Urv. и *R. lanuginosus* L., свойственны и *R. aduncus* из рассматриваемой группы. Однако ближе всего *R. balkharicus* стоит к пиренейскому *R. gouani*, с которым он разительно сходен, помимо общего габитуса и опушения, также плодами. Главное отличие от последнего заключается в стеблевых листьях, которые у *R. gouani* схожи с прикорневыми листьями, а у *R. balkharicus* гораздо более рассеченные.

Вопрос о филогенетических связях рассматриваемой группы не может быть решен однозначно. За исключением сильно специализированного средиземноморского вида *R. demissus* DC. малоазиатского происхождения, трудно указать таксоны, близко сходные с группой *Montani*. Например, субсимпатрические по отношению к ней группы *Caucasici* и *Dissecti* никоим образом нельзя рассматривать в качестве сестринских групп. Тем не менее можно считать весьма вероятным отщепление предкового вида *Montani* от таксона, близкого к современному *R. meyerianus* Rupr. Последний представляет собой горную лугово-степную расу широко распространенного в Евразии *R. polyanthemos*. *R. meyerianus*, рассматривавшийся нами ранее как подвид *R. polyanthemos* (Еленевский, Дервиз-Соколова, 1984), заслуживает, очевидно, видового ранга. В отличие от *R. polyanthemos* он по крайней мере в некоторых пунктах ареала не имеет бороздчатых цветоножек. За исключением общего облика и экологии, он несет в себе практически все признаки группы *Montani*. Следует особо подчеркнуть, что происхождение других высокогорных кавказских групп от ствола *R. polyanthemos—R. meyerianus* вполне вероятно, однако отщепление их произошло гораздо раньше, и в их развитии имел место целый ряд апоморфий, сильно преобразивших эти таксоны.

Группа *Montani* бесспорно монофилетическая группа как с филогенетической, так и с типологической (Шаталкин, 1988 : 80) точек зрения, поскольку за анцестральный вид вполне можно принять рецентный вид *R. oreophilus*, являющийся членом группы. *R. oreophilus* — единственный высокогорный кавказский лютик, обитающий также в Альпах. Из всех видов группы он обладает в наибольшей степени опушенной осью цветка и короткими носиками орешков — признаками, напоминающими *R. meyerianus*. Формирование *R. oreophilus* имело место, очевидно, в общем русле ореофитизма, сопровождавшем плиоценовые горообразовательные процессы на Кавказе и давшем, в конце концов, богатейшее автохтонное ядро современной кавказской флоры с его узкоэндемичными или субэндемичными видами и подсекциями в родах *Veronica, Campanula, Erysimum,* *Silene, Pedicularis, Carum, Lilium, Inula, Anthemis* и многих других. Только сугубо предположительно можно отнести возникновение самого *R. oreophilus* ко второй половине плиоцена, необязательно связывая его с высокогорными стациями. *R. oreophilus* — в бо́льшей степени субальпийский, нежели альпийский вид, спускающийся в лесной пояс. Однако в дальнейшей эволюции группы ореофитизм играл, бесспорно, большую роль.

Приведенные в начале статьи данные о видовом разнообразии в разных горных системах и соображения о предковой группе несомненно говорят о кавказском происхождении *R. oreophilus*, однако его миграция на запад, вплоть до Пиренеев, должна была иметь место не позже рисского оледенения начала плейстоцена. Собственно, во флоре Альп *R. oreophilus* представляет пример альпийско-среднеевропейского геоэлемента, по классификации M. Jerosch (1903); однако очень немногие виды этой геогруппы распространены от Пиренеев до Северного Ирана. К таковым относятся, например, *Saxifraga moschata* Wulfen и *Plantago atrata* Hoppe. Конечно, следы мощных миграционных потоков плейстоцена, приведших к современным флористическим связям между горными системами от Кавказа до Альп или Пиренеев, выявляются при таксономических анализах многих монтанных родов и их подразделений, например, *Gentiana* — секций *Endotricha, Cyclostigma, Chondrophylla; Ranunculus* — секция *Thora*; *Sedum* — секции *Sedum* и *Epiteium*; *Potentilla* — секция *Chrysanthae*; *Coronilla* — секция *Coronilla*; *Arabis* — секция *Arabis*; *Thlaspi* — секция *Pterotropis* и др. Однако в громадном большинстве случаев мигрировавшие популяции, оказавшиеся в положении островных изолятов, достигли к настоящему времени видовых или по крайней мере подвидовых рангов.

Если *R. oreophilus* и сохранился в качестве единого таксона, не поддающегося дифференциации, хотя и весьма полиморфного, особенно на Кавказе, то тем не менее многие его популяции успели дивергировать в самостоятельные виды.

Основных направлений эволюции популяционных единиц *R. oreophilus* было три: ореофитизация, экологическая, прежде всего литологическая, специализация и полиплоидизация. В результате на фоне пертурбаций плейстоцена и возник целый веер форм видового ранга, лишь в редких случаях дифференцируемых на подвиды. Некоторые виды *R. montanus* и *R. brachylobus* захватили обширные горные территории, другие, например *R. lojkae* и *R. venetus*, представлены небольшим числом узколокализованных популяций. Для группы *Montani* характерны симпатрические ситуации при экологической специализации. Изоляция видов, как уже отмечалось, не полная, однако количество гибридных особей уступает исходным видам.

Особо следует подчеркнуть удивительный параллелизм признаков у видов различных горных систем, частично уже обсуждавшийся выше. Рассмотрим более подробно следующие примеры:

1. *R. brachylobus* и *R. montanus*. Широко распространенный в Альпах и Юре *R. montanus* чрезвычайно схож с *R. brachylobus* по степени рассечения листовой пластинки, тупым (а не острым, как у *R. oreophilus*) зубцам, не целиком опушенной оси цветка и по экологии. Оба вида предпочитают сравнительно влажные местообитания. *R. brachylobus* — диплоид, тогда как *R. montanus* — тетраплоид. В Карпатах *R. montanus* представлен особым подвидом ***R. montanus* subsp. *pseudomontanus* (Schur) A. Jelen. et Derv.-Sok. comb. et stat. nov.** (*R. pseudomontanus* Schur, 1877, Verh. Naturforsch. Ver. Brünn, 15, 2 : 42), отличающийся более коротким носиком орешков. Хромосомные числа его пока неизвестны. Интересно, что *R. montanus* и *R. brachylobus* единственные виды группы, дифференцированные на подвиды.

2. *R. lojkae, R. abchasicus* и *R. carinthiacus*. Таксоны габитуально довольно сходны из-за сильно рассеченных на узкие доли прикорневых листьев. *R. carinthiacus* распространен довольно широко от Юры и восточных Альп до Пиренеев (Landolt, 1953, 1956; Tutin, 1964), другие 2 вида узко локализованы

соответственно на западном и центральном Кавказе. *R. lojkae* — сугубо высокогорный вид, тогда как *R. abchasicus* и особенно *R. carinthiacus*, хотя и достигают альпийского пояса, известны со значительно меньших высот. Как и *R. abchasicus, R. carinthiacus* занимает сравнительно сухие местообитания, однако в отличие от предыдущего он строгий кальцефил.

3. *R. balkharicus* и *R. gouani*. Виды имеют целый ряд общих черт, особенно характерно для них отсутствующее у других видов подсекции густое шерстистое опушение, а также закрученные носики орешков. Оба вида достигают 2700—2800 м над ур. м., однако высотная амплитуда *R. gouani*, как и его ареал, шире, чем у *R. balkharicus. R. gouani* распространен на значительной территории французских и испанских Пиренеев, особенно в центральной части. Он представляет собой неоэндемик, иллюстрирующий кавказские связи флоры Пиренеев. Многочисленные палеоэндемики пиренейской флоры в основном автохтонного происхождения (Montserrat, Villar, 1972).

В статье показаны альпо-пиренейско-кавказские связи на примере одной, хотя и весьма полиморфной группы. Анализ других монтанных групп со сходными ареалами неизбежно углубит понимание флорогенетических процессов конца плиоцена—плейстоцена в обширной зоне систем хребтов, ограничивающих территории древнего Средиземья и частично лежащих на его территории, в то геологическое время, когда к северу от них разыгрывались массовые элиминации и миграции флористических комплексов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова Т. В. Кариологическая характеристика некоторых кавказских видов рода *Ranunculus* L. // Бот. журн. 1967. Т. 52, № 1. С. 42—45. — *Буш Н. А.* Род *Ranunculus* L. // Кузнецов Н. И., Буш Н. А., Фомин А. В. Материалы для флоры Кавказа. Юрьев, 1903. Т. 3, вып. 3. С. 1—256. — *Буш Н. А.* Новые виды растений Центрального Кавказа // Тр. Ботан. музея. АН СССР. 1926. Т. 19. С. 79—85. — *Гроссгейм А. А.* Флора Кавказа. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Т. 4. С. 49—72. — *Еленевский А. Г., Дервиз-Соколова Т. Г.* Внутривидовая изменчивость и таксономия *Ranunculus polyanthemos* L. s. l. и близких видов // Биол. науки. 1984. № 10. С. 72—77. — *Еленевский А. Г., Дервиз-Соколова Т. Г.* Лютики (*Ranunculus* L., *Ranunculaceae*) Кавказа // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1989. Т. 94, вып. 1. С. 112—123. — *Кемулярия-Натадзе Л. М.* Раналиевые на Кавказе и их таксономия. Тбилиси: Мецниереба, 1966. 282 с. — *Овчинников П. Н.* Род *Ranunculus* L. Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937. Т. 7. С. 354—477. — *Прима В. М.* Два новых вида с Кавказа // Бот. журн. 1974. Т. 59, № 3. С. 369—371. — *Соколовская А. П., Стрелкова О. С.* Кариологическое исследование высокогорной флоры Главного Кавказского хребта и проблема географического распределения полиплоидов // Докл. АН СССР. 1940. Т. 29, № 5—6. С. 413—416. — *Соколовская А. П., Стрелкова О. С.* Географическое распределение полиплоидов. III. Исследование флоры альпийской области Центрального Кавказского хребта // Учен. зап. Ленингр. пед. ин-та. 1948. Т. 66. С. 195—216. — *Шаталкин А. Н.* Биологическая систематика. М.: Изд-во МГУ, 1988. 180 с. — *De Candolle A. P.* Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis. Parisiis, 1824. Vol. 1. P. 26—44. — *Freyn J.* Plantae novae Orientales, III // Öster. Bot. Zeitschr. 1893. Bd 43, N 11. S. 372—377. — *Grenier Ch., Godron D.* Flora de France. Paris, 1847. T. 1. 766 P. — *Huber W.* Surprising hybrids in the genus *Ranunculus* L. // SOPB Symposium Zürich. Book of abstracts. 1986. P. 66. — *Jerosch M. Ch.* Geschichte und Herkunft der Schweizerischen Alpenflora. Leipzig. 1903. 253 S. — *Lamarck J. B., De Candole A. P.* Flora française, 3-me éd. V. I. Paris, 1805. — *Landolt E.* Die Artengruppe des *Ranunculus montanus* Willd. in Alpen und in Jura (Zytologische—Systematische Untersuchungen) // Ber. Schweiz. Bot. Ges. 1953. Bd 64. S. 9—83. — *Landolt E.* Die Artengruppe des *Ranunculus montanus* Willd. in den Pyrenäen und anderen europäischen Gebirgen westlich der Alpen // Ber. Schweiz. Bot. Ges. 1956. Bd 66. S. 92—117. — *Montserrat P., Villar L.* El endemismo ibérico aspectos ecológicos y fitotopograficos // Bol. Soc. Brot. 1972. Vol. 16, Ser. 2. P. 503—527. — *Ruprecht F. I.* Flora Caucasi. Pars 1 // Mem. Acad. Sci. Péterb. 1869. Sérié 7, N 2. P. 302—310. — *Sommier S., Levier E.* Plantarum Caucasi novarum manipulus tertius // Тр. С.-Петерб. Бот. сада, 1894. Т. 13, N 2. С. 181—198. — *Tutin T. G., Ranunculus* L. // Flora

Europaea. Cambridge. 1964. Vol. 1. P. 223—238. — *Willdenow C. L.* Caroli a Lineé Species plantarum. Edition quarta. Berlin, 1800. Vol. 2.

Московский
педагогический государственный университет.

Получено 6 II 1990.

SUMMARY

The taxonomy and geographical distribution of species of the group *Montani*, section *Ranunculus*, are presented. The origin of the group and the relations between the species are discussed. The group *Montani* can be regarded as a monophyletic taxon of the Caucasian origin with its ancestral species closely related to the present day species *R. oreophilus* Bieb. The special attention is paid to the parallel speciation in different mountain systems.

УДК 581.5(235.33)

© 1991

А. Е. Катенин, Г. С. Резванова

ТИПЫ ХИОНОГЕННЫХ ФИТОКАТЕН В РАСТИТЕЛЬНОМ ПОКРОВЕ НИЖНЕГО ПОЯСА ГОР ЧУКОТСКОГО ПОЛУОСТРОВА

A. E. KATENIN, G. S. RESVANOVA. THE TYPOLOGY OF CHIONOGENOUS PHYTOCATENAS IN THE VEGETATION COVER OF THE LOWER MOUNTAIN BELT OF THE CHUKOTKA PENINSULA

Для классификации территориальных единиц (ТЕ) растительного покрова необходимы сведения о принадлежности их компонентов к экологическим рядам (Катенин, 1988). Использовав методику Н. П. Гуричевой (1965, 1972), авторы классифицировали экологические ряды (ЭР) ассоциаций-компонентов ТЕ типа фитокатен из нижнего пояса гор. Полученные 4 варианта ЭР, построенных по фактору заснеженности, легли в основу 4 типов хионогенных фитокатен.

Растительный покров (РП) тундровой зоны имеет сильную горизонтальную неоднородность, основной особенностью которой является своеобразие причин ее образования. Так, характерные для растительности многих зон фитокатены[1] в тундровой зоне возникают не только из-за градиентов увлажнения и засоления, как в других зонах (Грибова, Исаченко, 1972), но главным образом из-за различий мощности снежного покрова и продолжительности его лежания на склонах. Поэтому использованная в этом исследовании методика, разработанная Н. П. Гуричевой (1965, 1972) для типизации гало-гидрогенных степных фитокатен, была изменена нами в соответствии со спецификой хионогенных фитокатен (далее — катен), преобладающих в РП нижнего пояса гор на Чукотке.

Материал для статьи собран авторами в 1978 г. в районе устья р. Песцовой на северном берегу бухты Пенкигней во время работы Полярной экспедиции Ботанического института АН СССР.

Общая характеристика района и описание его растительности приведены в статьях А. Е. Катенина (1980) и И. И. Макаровой, А. Е. Катенина (1983).

Юго-восток Чукотского п-ова располагается в пределах подзоны северных гипоарктических тундр (Юрцев, 1973), однако именно к побережью бухты Пенкигней приурочен «остров» южно-тундровой растительности, характеризующейся широким распространением зарослей ольхи *Alnus fruticosa*[2] в нижних частях склонов гор и высоких ивняков из *Salix alaxensis* в поймах рек и ручьев.

На северном берегу бухты Пенкигней расположен горный хребет высотой до 1000 м над ур. м., на южном склоне которого находятся конусы выноса горных ручьев, аллювиальные плащи, щебневые потоки, а также террасы подножия (Яценко, 1963). В данной статье анализируется РП одной из таких террас. Террасы подножия, аналогичные этой, широко распространены в гористых приморских частях Чукотского п-ова — в районе залива Креста, бухты Провидения и залива Лаврентия.

---

[1] Термин предложен Н. П. Гуричевой (Гуричева, Дмитриев, 1983), использован в более широком смысле А. Е. Катениным (1988).

[2] Латинские названия сосудистых растений даны по: Юрцев и др. 1979.

Исследованная терраса сложена щебнем и мелкоземом, имеет длину около 400 м, ширину 100 м и возвышается над поймой р. Песцовой на 20 м. Поверхность ее изрезана ложбинами глубиной от 1 до 4 м и шириной до 5 м, занимающими 10 % ее площади. Между ложбинами располагаются плоские участки с мелкими террасками и бугорками. На повышениях гумусированный мелкозем практически отсутствует, на склонах ложбин его мощность достигает 2—7 см, а на дне ложбин — 10—15 см. Благодаря хорошему дренажу во всех частях террасы заболачивание отсутствует. Снежный покров распределяется по ее поверхности неравномерно: повышенные участки мало заснежены или совсем бесснежны, а в ложбинах, у подножия склонов террасы и у мелких повышений снег скапливается в больших количествах. На горизонтальных участках под влиянием форм нано- и микрорельефа создается пятнистая мозаика местообитаний с различной заснеженностью. На наклонных участках, в направлении от вершины склона к основанию, наблюдается плавная смена слабо и умеренно заснеженных местообитаний сильно заснеженными. Не одинакова и скорость схода снега на различных поверхностях. Раньше всего снег сходит с плоских повышений и верхних частей склонов южной экспозиции. Дольше он задерживается в нижних частях склонов и в углублениях, а в глубоких ложбинах лежит до начала третьей декады июля.

Структура РП террасы отражает особенности мозаики среды в различных ее частях. Для горизонтальных поверхностей, характерны комбинации, сложенные пятнами растительных сообществ, приуроченными к наноповышениям, и фоновыми сообществами. Наиболее бесснежные и дренированные повышения заняты лишайниковыми и кустарничково-лишайниковыми сообществами. К заснеженным неглубоким понижениям приурочены сообщества *Cassiope tetragona.* Сильно заснеженные и увлажненные днища ложбин занимают кустарниковые (*Betula exilis*), кустарничковые (*Phyllodoce coerulea, Salix polaris*) и травяные (*Carex podocarpa, Oxyria digyna*) сообщества с хорошо выраженным моховым ярусом. На наклонных поверхностях растительные сообщества располагаются в виде полос (ширина которых колеблется от 1 до 10 м, а их число — от 2 до 13), ориентированных поперек склона и образующих территориальные единицы (ТЕ) типа катен. Сверху вниз здесь сменяются следующие доминирующие виды: *Dryas* sp. sp., *Vaccinium vitis-idaea, V. uliginosum, Loiseleuria procumbens, Empetrum subholarcticum, Phyllodoce coerulea.*

Парциальная флора обследованной террасы насчитывает 113 видов сосудистых растений, что составляет 30 % конкретной флоры района бухты Пенкигней. Во флоре террасы значительно больше гипоарктических видов и меньше арктических и бореальных, чем во флоре района, что объясняется преобладанием на террасе сообществ гипоарктических кустарничков.

Типология ТЕ по признакам структуры изложена в статье Катенина (1988). Кратко поясним понятия и термины, использованные в настоящей статье. К территориальным единицам РП мы относим однородные фитоценозы и их комбинации, причем фитоценозы рассматриваются как ТЕ нулевого уровня сложности, а комбинации нескольких фитоценозов и (или) их фрагментов — как ТЕ первого уровня сложности.

Все компоненты ТЕ первого уровня сложности можно рассматривать как члены экологических или сукцессионных рядов. В зависимости от специфики растительности и целей работы исследователь решает, какому из двух принципов ординации фитоценозов следует отдать предпочтение — экологическому или сукцессионному. В настоящей статье для ординации фитоценозов-компонентов ТЕ и для типологии самих ТЕ мы используем абстрактные экологические ряды (ЭР), называя такие ТЕ экологическими. В сукцессионных ТЕ компоненты ординируются в соответствии с абстрактными сукцессионными рядами, а классифицируются эти ТЕ с учетом их принадлежности к различным типам сукцессионных рядов.

Если компоненты экологической ТЕ принадлежат к одному абстрактному ЭР, то мы называем их согласованными, если к разным, то — несогласованными. Согласованные компоненты ТЕ могут располагаться в ней в том же порядке, как в соответствующем абстрактном ЭР, т. е. последовательно. Такие ТЕ относятся к структурному типу катен. Катены располагаются на склонах и имеют поясную или мозаично-поясную неоднородность РП, обусловленную однонаправленным изменением группы взаимосвязанных факторов среды. Для катен характерно отсутствие повторяемости их компонентов. Число компонентов в конкретной катене в основном зависит от ее протяженности вниз по склону.

Для построения ЭР в качестве ведущего фактора нами был выбран экологический фактор заснеженности, имеющий наибольшую амплитуду изменчивости в данном районе. С вариациями этого фактора наиболее согласуется многообразие растительных сообществ террасы, поскольку величины показателей таких факторов среды, как увлажнение, механический состав и богатство почв, а также температуры почвы и воздуха, коррелируют с заснеженностью или зависят от нее. Таким образом, в большинстве ТЕ, представленных на террасе, ассоциации ординируются ЭР заснеженности, а для террасы в целом характерна хионогенная неоднородность РП. Только на дне глубоких понижений, где неоднородность РП обусловлена различиями в силе увлажнения, представлена гидрогенная неоднородность, а на склоне террасы, где неоднородность РП зависит от различий механического состава почвообразующих пород, — литогенная неоднородность.

Для выявления закономерностей размещения растительных сообществ на террасе было заложено 3 профиля протяженностью от 26 до 80 м на юго-западном, юго-восточном и южном склонах к долине реки и 9 профилей протяженностью от 10 до 40 м через ложбины и небольшие уступы на поверхности террасы. На этих профилях сделано 100 полных геоботанических описаний, много кратких характеристик сообществ и закартирована растительность на полосах шириной до 6 м.

При изучении растительности склонов с поясным расположением сообществ был применен разработанный Гуричевой (1972) метод типизации ТЕ растительного покрова, названных ею «микропоясными экологическими рядами», а позже — фитокатенами (Гуричева, Дмитриев, 1983; Катенин, 1988). В основе этого метода лежит выявление и описание конкретных ЭР, переход к абстрактным ЭР и последующая их классификация.

Экологические ряды и характеризуемые ими ТЕ типа катен являются векторными категориями, т. е. они имеют начальную точку и направление простирания, поэтому при построении ЭР необходимо обоснованно решить вопрос о месте начала ряда. Начальными в ЭР, построенных с учетом факторов увлажнения и засоленности, Гуричева считает сообщества, формирующиеся в местах, где эти факторы имеют максимальное значение. Н. В. Матвеева (1978) при описании ЭР в тундровой зоне на Таймыре, учитывающих фактор увлажнения, тоже начинает ряд от места максимального проявления ведущего фактора. С. С. Холод (1988, 1989), изучавший на Чукотке ТЕ типа катен с ведущими экологическими факторами увлажнения и заснеженности, ориентировал ЭР в направлении от минимального проявления фактора к максимальному. Выбранная нами ориентация ЭР учитывает конкретную обстановку на террасе. При построении ЭР по фактору заснеженности за начальные мы принимаем сообщества, находящиеся в верхней точке склона в условиях минимальной и почти сходной для всех профилей заснеженности. Сообщества, завершающие ЭР, сильно различаются между собой, так как находятся в разных условиях заснеженности в зависимости от протяженности склона.

Кратко перечислим этапы работы, проведенной нами с первичным материалом, согласно методике Н. П. Гуричевой.

1. Классификация растительных сообществ террасы.

2. Превращение профилей в конкретные ЭР в результате замены описаний на профилях ассоциациями и удаления из профилей «инверсионных» ассоциаций.

3. Разделение конкретных ЭР на фрагменты-ступени в соответствии со степенью хионофитности их ассоциаций, типизация этих фрагментов и превращение их во фрагменты абстрактных ЭР (ФАЭР).

4. Замена ступеней в конкретных ЭР фрагментами абстрактных ЭР и превращение полных конкретных ЭР в полные абстрактные ЭР (ПАЭР).

5. Установление типов ПАЭР, которые одновременно являются типами катен.

6. Рассмотрение склонов террасы как конкретных ТЕ, относящихся к одному из типов катен.

При классификации растительных сообществ террасы использованы следующие единицы: тип, вариант типа, подтип растительности, класс, подкласс, группа ассоциаций и ассоциация. Тип устанавливается на основании биоморфы доминанта наиболее сомкнутого яруса; вариант типа — в соответствии с различиями в сомкнутости сообществ, а подтипы — на основании более дробного подразделения жизненной формы доминанта. Классы отражают отношение доминантных видов к условиям заснеженности, что важно при построении ЭР на основании этого экологического фактора. Подклассы выделяются с учетом биоморфы видов-содоминантов, в ряде классов эта ступень классификации не представлена. Группы ассоциаций устанавливаются с учетом особенностей напочвенного покрова. Сходство видов-доминантов и содоминантов всех ярусов в растительных сообществах служит основанием для объединения их в ассоциации.

Классификация фитоценозов террасы проведена для специфических целей этой статьи. Однако порядок расположения синтаксонов в приведенной ниже классификационной схеме в целом не совпадает с расположением ассоциаций в абстрактных ЭР, составленных по фактору заснеженности.

Схема классификации растительных сообществ террасы подножия

Лишайниковый тип, сомкнутопокровный вариант, кустистолишайниковый подтип, олигохионный класс. Асс. 1 — ризокарпоново-умбиликариево-сферофорусовая (*Sphaerophorus fragilis*,[3] *Umbilicaria proboscidea, Rhizocarpon geographicum*).

Накипнолишайниковый подтип, олигохионный класс, кустарничковый подкласс. Асс. 2 — рододендроново-пармелиево-ризокарпоновая (*Rhizocarpon geographicum, Parmelia* sp., *Rhododendron camtschaticum*); асс. 3 — дриадово-умбиликариево-охролехиевая (*Ochrolechia* sp., *Umbilicaria* sp., *Dryas ajanensis*). Моховая группа ассоциаций. Асс. 4 — дриадово-политрихово-охролехиевая (*Ochrolechia* sp., *Polytrichum piliferum*,[4] *Dryas ajanensis*).

Кустарничковый тип, разреженнопокровный вариант, олигохионный класс, лишайниковая группа ассоциаций. Асс. 5 — лишайниково-рододендроново-разреженнобрусничная (*Vaccinium vitis-idaea, Rhododendron camtschaticum*); асс. 6 — лишайниково-разреженнобрусничная (*Vaccinium vitis-idaea*). Куртиннопокровный вариант, олигохионный класс, лишайниковая группа ассоциаций. Асс. 7 — лишайниково-рододендроново-куртиннодриадовая (*Dryas* sp., *Rhododendron camtschaticum*); асс. 8 — лишайниково-куртиннодриадовая (*Dryas ajanensis, D. punctata*).

Сомкнутопокровный вариант, олигохионный класс, лишайниковая группа ассоциаций. Асс. 9 — лишайниково-рододендроново-дриадовая (*Dryas ajanensis, Rhododendron camtschaticum*); асс. 10 — лишайниково-дриадовая

---

[3] Латинские названия лишайников даны по: Макарова, Катенин, 1983.

[4] Латинские названия мхов приведены по: Абрамова и др., 1961.

(*Dryas ajanensis*); асс. 11 — лишайниково-бруснично-дриадовая (*Dryas* sp., *Vaccinium vitis-idaea*); асс. 12 — лишайниково-шикшево-дриадовая (*Dryas ajanensis, Empetrum sibholarcticum*). Мертвопокровная группа ассоциаций. Асс. 13 — мертвопокровно-бруснично-дриадовая (*Dryas ajanensis, Vaccinium vitis-idaea*). Лишайниково-моховая группа ассоциаций. Асс. 14 — лишайниково-мохово-голубично-дриадовая (*Dryas ajanensis, Vaccinium uliginosum*).

Травяной подкласс, лишайниковая группа ассоциаций. Асс. 15 — лишайниково-плаунково-дриадовая (*Dryas incisa, Selaginella sibirica*).

Мезохионный класс, лишайниковая группа ассоциаций. Асс. 16 — лишайниково-рододендроново-луазелеуриевая (*Loiseleuria procumbens, Rhododendron camtschaticum*); асс. 17 — лишайниково-луазелеуриевая (*Loiseleuria procumbens*); асс. 18 — лишайниково-голубично-луазелеуриевая (*Loiseleuria procumbens, Vaccinium uliginosum*); асс. 19 — лишайниково-шикшево-луазелеуриевая (*Loiseleuria procumbens, Empetrum subholarcticum*); асс. 20 — лишайниково-филлодоциево-луазелеуриевая (*Loiseleuria procumbens, Phyllodoce coerulea*); асс. 21 — лишайниково-кассиопово-луазелеуриевая (*Loiseleuria procumbens, Cassiope tetragona*); асс. 22 — лишайниково-дриадово-шикшевая (*Empetrum subholarcticum, Dryas ajanensis*); асс. 23 — лишайниково-луазелеуриево-шикшевая (*Empetrum subholarcticum, Loiseleuria procumbens*). Лишайниково-моховая группа ассоциаций. Асс. 24 — лишайниково-мохово-луазелеуриево-голубичная (*Vaccinium uliginosum, Loiseleuria procumbens*); асс. 25 — лишайниково-мохово-рододендроново-луазелеуриевая (*Loiseleuria procumbens, Rhododendron camtschaticum*); асс. 26 — лишайниково-мохово-кассиопово-луазелеуриевая (*Loiseleuria procumbens, Cassiope tetragona*); асс. 27 — лишайниково-мохово-луазелеуриево-шикшевая (*Empetrum subholarcticum, Loiseleuria procumbens*). Моховая группа ассоциаций. Асс. 28 — мохово-дриадово-голубичная (*Vaccinium uliginosum, Dryas punctata*); асс. 29 — мохово-шикшево-луазелеуриевая (*Loiseleuria procumbens, Empetrum subholarcticum*); асс. 30 — мохово-шикшевая (*Empetrum subholarcticum*); асс. 31 — мохово-шикшево-арктоусовая (*Arctous alpina, Empetrum subholarcticum*).

Травяной подкласс, лишайниково-моховая группа ассоциаций. Асс. 32 — лишайниково-мохово-полынно-шикшевая (*Empetrum subholarcticum, Artemisia arctica*).

Кустарниковый подкласс, мертвопокровная группа ассоциаций. Асс. 33 — мертвопокровно-березково-луазелеуриевая (*Loiseleuria procumbens, Betula exilis*).

Макрохионный класс, лишайниковая группа ассоциаций. Асс. 34 — лишайниково-шикшево-филлодоциевая (*Phyllodoce coerulea, Empetrum subholarcticum*). Лишайниково-моховая группа ассоциаций. Асс. 35 — лишайниково-мохово-луазелеуриево-кассиоповая (*Cassiope tetragona, Loiseleuria procumbens*). Моховая группа ассоциаций. Асс. 36 — мохово-ивково-филлодоциевая (*Phyllodoce coerulea, Salix chamissonis*); асс. 37 — мохово-шикшево-кассиоповая (*Cassiope tetragona, Empetrum subholarcticum*); асс. 38 — мохово-голубично-ивковая (*Salix chamissonis, S. reticulata, Vaccinium uliginosum*).

Травяной подкласс, лишайниковая группа ассоциаций. Асс. 39 — лишайниково-полынно-филлодоциевая (*Phyllodoce coerulea, Artemisia arctica*). Лишайниково-моховая группа ассоциаций. Асс. 40 — лишайниково-мохово-полынно-филлодоциевая (*Phyllodoce coerulea, Artemisia arctica*). Мертвопокровная группа ассоциаций. Асс. 41 — мертвопокровно-полынно-вейниково-филлодоциевая (*Phyllodoce coerulea, Calamagrostis purpurea, Artemisia arctica*); асс. 42 — мертвопокровно-княжениково-осоково-ивковая (*Salix chamissonis, Carex podocarpa, Rubus arcticus*).

Кустарниковый подкласс, лишайниково-моховая группа ассоциаций. Асс. 43 — лишайниково-мохово-березково-кассиоповая (*Cassiope tetragona, Betula* *exilis*). Мертвопокровная группа ассоциаций. Асс. 44 — мертвопокровно-спирейно-филлодоциевая (*Phyllodoce coerulea, Spiraea stevenii*).

Кустарниковый тип, сомкнутопокровный вариант, мезохионный класс, кустарничковый подкласс, мертвопокровная группа ассоциаций. Асс. 45 — мертвопокровно-шикшево-березковая (*Betula exilis, Empetrum subholarcticum*).

Травяной тип, кутиннопокровный вариант, олигохионный класс, гологрунтовая группа ассоциаций. Асс. 46 — гологрунтово-иванчайно-куртинно-камнеломковая (*Saxifraga funstonii, Chamerion latifolium*).

Разреженнопокровный вариант, мезохионный класс, гологрунтовая группа ассоциаций. Асс. 47 — гологрунтово-разнотравно-овсяницевая (*Festuca altaica, Artemisia tilesii*).

Сомкнутопокровный вариант, мезохионный класс, кустарничковый подкласс, лишайниково-моховая группа ассоциаций. Асс. 48 — лишайниково-мохово-дриадово-полынно-овсяницевая (*Festuca altaica, Artemisia arctica, Dryas punctata*). Моховая группа ассоциаций. Асс. 49 — мохово-дриадово-додекатеоново-овсяницевая (*Festuca altaica, Dodecatheon frigidum, Dryas punctata*).

Травяной подкласс, моховая группа ассоциаций. Асс. 50 — мохово-осоково-княжениковая (*Rubus arcticus, Carex podocarpa, C. nesophila*); асс. 51 — мохово-полынно-родиоловая (*Rhodiola rosea, Artemisia arctica*). Мертвопокровная группа ассоциаций. Асс. 52 — мертвопокровно-камнеломково-полынно-овсяницевая (*Festuca altaica, Artemisia arctica, Saxifraga funstonii*).

Макрохионный класс, кустарничковый подкласс, лишайниково-моховая группа ассоциаций. Асс. 53 — лишайниково-мохово-ивково-осоково-оксириевая (*Oxyria digyna, Carex tripartita, Salix chamissonis, S. polaris*). Моховая группа ассоциаций. Асс. 54 — мохово-ивково-полынно-осоковая (*Carex podocarpa, Artemisia arctica, Salix polaris*). Мертвопокровная группа ассоциаций. Асс. 55 — мертвопокровно-ивково-осоковая (*Carex nesophila, C. podocarpa, Salix chamissonis, S. polaris*).

Травяной подкласс, моховая группа ассоциаций. Асс. 56 — мохово-родиолово-осоковая (*Carex podocarpa, Rhodiola rosea*). Мертвопокровная группа ассоциаций. Асс. 57 — мертвопокровно-трищетинниково-вильгельмсиево-осоковая (*Carex podocarpa, Wilhelmsia physodes, Trisetum spicatum*).

Моховой тип, сомкнутопокровный вариант, макрохионный класс, травяной подкласс, лишайниковая группа ассоциаций. Асс. 58 — осоково-родиолово-цетрариево-дрепанокладусовая (*Drepanocladus uncinatus, Cetraria delisei, Rhodiola rosea, Carex nesophila*).

В результате замены номеров описаний соответствующими номерами ассоциаций несколько уменьшилось число звеньев в профилях и наметились закономерности в размещении растительных сообществ на них. После исключения из конкретных профилей ассоциаций, нарушающих закономерную[5] их последовательность, было получено 12 «чистых» профилей, которые мы рассматриваем как конкретные экологические ряды.

На основании принадлежности ассоциаций к одному из трех классов мы расчленили 12 конкретных ЭР на фрагменты-ступени: олигохионную, мезохионную и макрохионную. Затем фрагменты конкретных ЭР, относящиеся к одинаковым ступеням и имеющие сходные набор ассоциаций и порядок их расположения, были объединены в 9 типов фрагментов ЭР, которые мы рассматриваем как фрагментарные абстрактные экологические ряды — ФАЭР.

Олигохионная ступень (*I*) содержит ассоциации олигохионного класса лишайникового и кустарничкового типов растительности. Сообщества этой ступени, занимающие обдуваемые повышения и верхние части склонов, характеризуются бедным видовым составом сосудистых растений (1—16 видов). Относящиеся к этой ступени фрагменты конкретных ЭР содержат от 1 до 4 звеньев-ассоциаций. Для олигохионной ступени установлен только один ФАЭР — дриадовый, состоящий из 15 звеньев. Перечислим их в порядке увеличения степени хионофитности: 1 — асс. 1, 2 — асс. 2, 3 — асс. 3, 4 — асс. 4, 5 — асс. 5, 6 — асс. 6, 7 — асс. 7, 8 — асс. 8, 9 — асс. 9, 10 — асс. 10, 11 — асс. 11, 12 — асс. 13, 13 — асс. 15, 14 — асс. 12, 15 — асс. 14.

---

[5] Закономерной мы считаем такую последовательность ассоциаций в профиле, при которой каждая нижележащая ассоциация по флористическому составу является более хионофитной, чем вышележащая.

Мезохионная ступень (*II*) включает ассоциации мезохионного класса кустарничкового, кустарникового и травяного типов растительности. Ее сообщества приурочены к средним частям склонов, умеренно заснеженным зимой и хорошо дренированным летом. Рано стаивающий снег не оказывает угнетающего воздействия на растительность и защищает ее в зимнее время. Видовой состав фитоценозов этой ступени богаче (10—24 вида). К этой ступени относится 21 ассоциация, а фрагменты конкретных ЭР содержат от 1 до 6 звеньев-ассоциаций. Более мягкие и разнообразные экологические условия в средних частях склонов приводят к большой пестроте растительности этой ступени, что позволяет установить в ее пределах 4 ФАЭР: шикшевый, березковый, голубичный и алтайскоовсяницевый.

Шикшевый ФАЭР состоит из 6 звеньев-ассоциаций: 1 — асс. 17, 2 — асс. 29, 3 — асс. 30, 4 — асс. 31, 5 — асс. 21, 6 — асс. 26.

Березковый ФАЭР состоит из 8 звеньев-ассоциаций: 1 — асс. 16, 2 — асс. 22, 3 — асс. 19, 4 — асс. 33, 5 — асс. 20, 6 — асс. 23, 7 — асс. 27, 8 — асс. 45.

Голубичный ФАЭР составлен 7 звеньями-ассоциациями: 1 — асс. 25, 2 — асс. 28, 3 — асс. 16, 4 — асс. 24, 5 — асс. 18, 6 — асс. 33, 7 — асс. 32.

Алтайскоовсяницевый ФАЭР состоит из 2 звеньев-ассоциаций: 1 — асс. 48, 2 — асс. 52.

Макрохионная ступень (*III*) включает ассоциации макрохионного класса кустарничкового и травяного типов. Видовое богатство ее сообществ, приуроченных к сильно заснеженным частям склонов и днищам ложбин, небольшое — 11—22 вида. В состав фрагментов конкретных ЭР этой ступени входит от 1 до 6 звеньев-ассоциаций, а всего к этой ступени относится 14 ассоциаций. В этой ступени установлено 4 ФАЭР: кассиоповый, разнотравный, филлодоциевый и осоковый.

Кассиоповый ФАЭР состоит из 4 звеньев-ассоциаций: 1 — асс. 35, 2 — асс. 43, 3 — асс. 37, 4 — асс. 38.

Разнотравный ФАЭР состоит из 6 звеньев-ассоциаций: 1 — асс. 34, 2 — асс. 36, 3 — асс. 44, 4 — асс. 54, 5 — асс. 41, 6 — асс. 51.

Филлодоциевый ФАЭР состоит из 4 звеньев-ассоциаций: 1 — асс. 34, 2 — асс. 39, 3 — асс. 40, 4 — асс. 49.

Осоковый ФАЭР состоит из 1 звена-ассоциации: 1 — асс. 57.

ФАЭР олигохионной и макрохионной ступеней содержат меньше звеньев (15 и 14 соответственно), чем мезохионная ступень (21 звено), что объясняется более благоприятными условиями для существования растений и большей вариабельностью растительности в пределах средней по заснеженности ступени.

На следующем этапе работы в 12 конкретных ЭР вместо ступеней заснеженности был поставлен один из 9 соответствующих им ФАЭР. Затем сформированные таким образом полные абстрактные ЭР (ПАЭР) подвергли типизации и получили 4 типа ПАЭР. Число их определено наличием 4 типов ФАЭР на уровнях мезо- и макрохионной ступеней, вошедших в состав одного из типов ПАЭР. Фрагментарный абстрактный ЭР олигохионной ступени является общим для всех 4 типов ПАЭР (см. рисунок).

Ниже перечислены типы ПАЭР, обозначенные буквами *А, Б, В, Г*, в названиях которых в качестве составляющих использованы названия ФАЭР, вошедших в состав того или иного ПАЭР. При раскрытии содержания типов ПАЭР ступени заснеженности обозначены римскими цифрами (*I*—*III*) и между ступенями

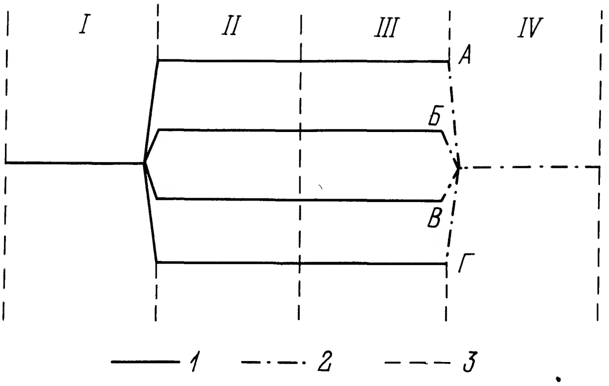


Схема строения полных абстрактных экологических рядов (ПАЭР) ассоциаций террасы подножия, построенных по фактору заснеженности.

I — олигохионная ступень, *II* — мезохионная ступень, *III* — макрохионная ступень, *IV* — мегахионная ступень. *А—Г* — типы ПАЭР, представленные на террасе. *1* — линии экологических рядов в пределах трех ступеней заснеженности (*I—III*), *2* — предполагаемая линия экологического ряда в пределах мегахионной ступени (*IV*), *3* — границы ступеней заснеженности.

поставлен знак «—», а для звеньев-ассоциаций использованы номера ассоциаций в классификационной схеме, которые разделены знаком «+».

Ряд *А* — дриадово-шикшево-кассиоповый — *I* (1+2+3+4+8+10+13+12)—*II* (17+29+30+31+21+26)—*III* (35+43+37+38).

Ряд *Б* — дриадово-березково-разнотравный — *I* (2+3+6+7+8+10+11)—*II* (16+19+20+22+23+27+33+45)—*III* (34+36+44+54+41+51).

Ряд *В* — дриадово-голубично-филлодоциевый — *I* (5+8+9+11+14)—*II* (16+18+24+25+28+32+33)—*III* (34+39+40+49).

Ряд *Г* — дриадово-алтайскоовсяницево-осоковый — *I* (11+15)—*II* (48+52)—*III* (57).

Типы ПАЭР были получены в результате типизации профилей, характеризующих растительность различных склонов террасы. Известно, что ассоциации-компоненты катен принадлежат к одному ЭР и располагаются в той же последовательности, как в соответствующем абстрактном ЭР, поэтому можно сказать, что на склонах террасы представлены катены 4 типов, соответствующих типам ПАЭР, — *А, Б, В, Г*. Однако растительность конкретных катен одного типа на разных склонах имеет индивидуальные различия, отражающиеся в наборе и порядке расположения ассоциаций, свойственных каждому типу. Эти конкретные участки склонов можно представить как конкретные ТЕ — варианты одного из 4 типов катен.

Катены типа *А* представлены на склонах террасы 4 вариантами: $а_1$ — *I* (8+13) — *II* (30) — *III* (43) — *II* (31) — *III* (38+37); $а_2$ — *I* (8+12) — *III* (35); $а_3$ — *I* (8+2) — *II* (29+17); $а_4$ — *I* (10+3+4+1+3) — *II* (21+26+21) — *III* (37).

Катены типа *Б* представлены 5 вариантами: $б_1$ — *I* (7) — *II* (19+33+23+27+23); $б_2$ — *I* (7+11) — *II* (19+23) — *III* (34); $б_3$ — *I* (8+11) — *II* (22+23) — *III* (34+44+41+54+51+36); $б_4$ — *I* (2+10+8+11+6) — *II* (19+16+19+20+45); $б_5$ — *I* (3+11) — *II* (19+22) — *III* (44).

Катены типа *В* представлены 2 вариантами: $в_1$ — *I* (11+14) — *II* (28) — *III* (40+49); $в_2$ — *I* (8+11+9) — *II* (16) — *I* (8) — *III* (34) — *II* (25+24) — *I* (5) — *II* (18+32+33) — *III* (39).

Катены типа *Г* представлены 1 вариантом: *г* — *I* (11+15) — *II* (48+52) — *III* (57).

Каждый из 4 типов ПАЭР и катен приурочен к определенным частям террасы и к типам склонов. Катены типа *А* характеризуют склоны в ложбины на предгорной каменистой части террасы, хорошо дренированной и менее заснеженной. Катены типа *Б* приурочены к юго-восточной, обращенной к бухте, приречной части террасы с меньшей каменистостью субстрата и сильной неравномерностью распределения снега. Расположенные здесь глубокие ложбины и открытые с одной стороны понижения накапливают много снега и поздно освобождаются от него. К юго-западному склону террасы приурочены катены типа *В*. Этот склон лучше защищен от морских ветров и сильнее прогревается, в результате чего в зимнее время он сильнее и ровнее заснежен, а стаивание снега происходит быстро. Катены типа *Г* приурочены к южному теплому, дренированному и каменистому склону террасы с многочисленными осыпями.

Таким образом, растительный покров склонов террасы подножия слагается хионогенными катенами 4 типов в соответствии с 4 типами полных абстрактных экологических рядов. Поясная в общих чертах внутренняя структура катен детально нами не рассматривалась. Основное внимание было уделено отработке метода типологии экологических рядов и использованию установленных типов для классификации катен и последующего крупномасштабного картирования растительности.

Типология ЭР необходима не только для классификации ТЕ типа катен, но и для общей оценки структуры растительного покрова территории и для классификации других типов ТЕ. Поэтому уместно рассмотреть здесь некоторые вопросы строения ЭР.

Фактор заснеженности на террасе имеет один полюс экстремального проявления — в местах крайней малоснежности, где разнообразие растительных ассоциаций очень небольшое. Другой полюс крайнего проявления этого фактора — в местах очень сильной заснеженности, тоже сопровождаемый уменьшением разнообразия растительных сообществ, на террасе не представлен. Это объясняется тем, что наиболее протяженные склоны и экологические ряды заканчиваются в долине реки, имеющей специфический режим заснеженности. В результате этого ЭР по фактору заснеженности на террасе оказываются неполными, как бы обрезанными в нижних их частях.

Однолинейный в пределах олигохионной ступени ЭР ассоциаций террасы разветвляется на 4 варианта на уровне мезо- и макрохионной ступеней в соответствии с оттенками заснеженности и варьированием других черт экотопов (см. рисунок). В обстановке оптимальной заснеженности снимается монопольный контроль этого фактора, поэтому даже незначительные различия экотопов по другим факторам приводят к формированию растительных сообществ, относящихся к различным ассоциациям. Если бы на террасе присутствовали очень сильно заснеженные местообитания — мегахионные (Баландин, Разживин, 1980) и свойственные им сообщества, то четыре варианта хионогенного ЭР снова слились бы в один ряд (см. рисунок). По-видимому, для всех полно представленных (от минимального до максимального проявления ведущего фактора) ЭР, построенных с использованием значительного количества звеньев-ассоциаций, характерна такая структура: однолинейный у одного полюса ряд разветвляется на несколько вариантов в зоне оптимального проявления фактора и снова соединяется в одну линию на противоположном по значению полюсе экстремального проявления фактора.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова А. Л., Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 714 с. — *Баландин С. А., Разживин В. Ю.* Влияние снежного покрова на распределение растительности на юго-востоке Чукотского полуострова // Бот. журн. 1980. Т. 65, № 12. С. 1719—1733. — *Грибова С. А., Исаченко Т. И.* Картирование растительности в съемочных масштабах // Полевая геоботаника. Л.: Наука, 1972. Т. 4. С. 137—330. — *Гуричева Н. П.* О растительности природниковых луговин // Экология и биология растений целинных районов Казахстана. Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. Вып. 17. М.; Л.: Наука, 1965. С. 200—218. — *Гуричева Н. П.* Растительность мелкосопочных луговин юго-западной части Центрального Казахстана. (Опыт использования метода микропоясных экологических рядов): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1972. 27 с. — *Гуричева Н. П., Дмитриев П. П.* Взаимоотношения между растительным покровом и животными // Горная лесостепь Восточного Хангая (МНР). М.: Наука, 1983. С. 172—180. — *Катенин А. Е.* Американские виды *Populus balsamifera* L. (*Salicaceae*) и *Viburnum edule* (Michx.) Rafin. (*Caprifoliaceae*) на юго-востоке Чукотского полуострова // Бот. журн. 1980. Т. 65, № 3. С. 414—421. — *Катенин А. Е.* Классификация неоднородных территориальных единиц растительного покрова на примере растительности тундровой зоны // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 2. С. 186—196. — *Макарова И. И., Катенин А. Е.* Лишайники в горах юго-востока Чукотского полуострова // Бот. журн. 1983. Т. 68, № 11. С. 1477—1487. — *Матвеева Н. В.* Растительность окрестностей Таймырского биогеоценологического стационара // Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л.: Наука, 1978. С. 72—113. — *Холод С. С.* Опыт анализа крупномасштабной геоботанической карты // Геоботаническое картографирование 1988. Л.: Наука, 1988. С. 28—38. — *Холод С. С.* Крупномасштабное картографирование как метод детального изучения структуры растительного покрова на примере арктической тундры о-ва Врангеля // Геоботаническое картографирование 1989. Л.: Наука, 1989. С. 61—71. — *Юрцев Б. А.* Ботанико-географическая зональность и флористическое районирование Чукотской тундры // Бот. журн. 1973. Т. 58, № 7. С. 945—964. — *Юрцев Б. А., Петровский В. В., Коробков А. А.* и др. Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84, вып. 5. С. 111—122; вып. 6. С. 74—83. — *Яценко А. А.* Основные закономерности строения рельефа Чукотского полуострова // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1963. № 4. С. 79—85.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 28 II 1990.

SUMMARY

The areas of vegetation cover, which we call the chionogenous phytocatenas, are located on the slopes of the mountain terraces. They consist of plant communities oriented across the slope and disposed in conformity with the increasing depth of the snow cover from the top to the bottom of the slope in the same sequence, as in the abstract chionogenous ecological series. Therefore, the typology of the chionogenous phytocatenas must be based on the typology of the chionogenous series.

The typification of the specific ecological series results in 4 types of full abstract ecological series, which correspond to 4 types of phytocatenas. These types of phytocatenas are confined to the slopes with various orientations in the different parts of the terrace.

УДК 581.55(574.1)

© 1991

И. Н. Сафронова

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ МАНГЫШЛАКА

I. N. SAFRONOVA. THE VEGETATION OF MANGYSHLAK

В растительности Мангышлака проявляются как общие закономерности, присущие всей пустынной области, так и специфические черты, составляющие своеобразие его пустынь. На территории Мангышлака выделяются две подзональные полосы — средние и южные пустыни, представленные разнообразными эдафическими вариантами. Вертикальная поясность в горах отсутствует. Степи не встречаются.

Мангышлак в ботанико-географическом отношении изучен недостаточно. В литературе, посвященной этому региону (Борнеман, Спиридонов, 1929; Доленко, 1930; Русанов, 1930; Кисыков, 1953, 1955, 1960, 1961; Агеева, 1955; Вышивкин, 1959, 1960, 1964; Агеева, Худайбергенов, 1962; Сахаров, 1967; Романович, 1969; Викторов, 1980), по существу отсутствуют материалы об общих закономерностях растительного покрова Мангышлака, его зональной дифференциации, недостаточно вскрыты своеобразные черты растительности, мало уделено внимания пространственной неоднородности. Данная статья имеет целью в некоторой степени восполнить этот пробел. В течение 5 лет (1978, 1980, 1982, 1983 и 1989 гг.) нами проводились маршрутные исследования Мангышлака в связи с составлением «Карты растительности Казахстана и Средней Азии (в пределах пустынной области)». В результате этих работ создана «Карта растительности Мангышлака» м. 1 : 2 500 000 (Сафронова, 1986 а—в).

Мангышлак расположен на восточном берегу Каспийского моря. На севере и западе он омывается морем, на востоке ограничен западным чинком плато Устюрт, на юге — заливом Кара-Богаз-Гол (рис. 1).

Растительный покров Мангышлака очень неоднозначен, что отражает разнообразие физико-географических условий данной территории и в первую очередь сложное геологическое строение, которое играло и играет большую роль в формировании рельефа. По характеру рельефа Мангышлак делится на несколько резко различающихся частей (Андрусов, 1915; Федорович, 1947; Шлезингер, 1959; Казахстан, 1969). На севере находится п-ов Бузачи — низменная, типично аккумулятивная равнина, по окраине которой имеется плоская недренированная солончаково-соровая полоса, почти со всех сторон окружающая центральную более повышенную часть полуострова. Последняя представляет собой волнистую с незначительными колебаниями высот равнину, с многочисленными соровыми котловинами различных размеров, с массивами бугристых и барханных песков. Полуостров сложен горизонтально лежащими рыхлыми древнекаспийскими отложениями, частично перекрытыми позднейшими озерно-аллювиальными осадками.

Южнее равнина переходит в систему хребтов Мангызтау, центральное положение в которой занимают три изолированных массива (Каратаушик, Западный и Восточный Каратау), сложенные триасовыми и пермскими песчаниками, метаморфизированными сланцами, известняками. Склоны этих

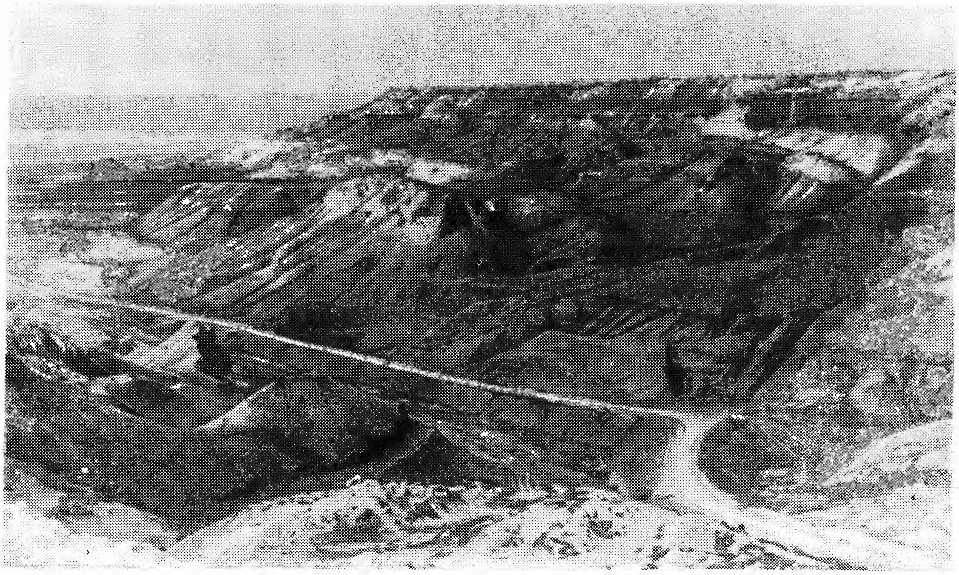


Рис. 1. Восточная граница Мангышлака — чинк плато Устюрт.

массивов крутые, обрывистые, изрезанные густой сетью многочисленных каньонообразных оврагов и саев. Северные склоны круче и более расчленены, чем южные. Вершины хребтов пенепленизированы, имеют волнистую поверхность с гривками плотных пород, вытянутыми параллельно друг другу. Средняя высота над уровнем моря 400—450 м; отдельные вершины поднимаются до 532 м над ур. м. (г. Отпан в Западном Каратау) и до 555 м (г. Бесчоку в Восточном Каратау).

Низкогорья окаймлены глубокими долинами, возникшими в результате денудации юрских и меловых отложений. Северная долина шире и по рельефу сложнее южной. Для нее очень характерны куэсты, которые тянутся параллельно Каратау в один или несколько рядов. Большие пространства заняты понижениями с такырами и солончаками, отделяющимися останцами. Очень своеобразными формами рельефа являются увалы с конкрециями юрских и нижнемеловых песчаников самой разной величины (до 3 м в диам.) и часто причудливой формы, которые располагаются целыми полями или длинными рядами по поверхности склонов.

К северу и югу от долин параллельно массивам Каратау расположены хребты Северный и Южный Актау, сложенные верхнемеловыми и палеогеновыми отложениями (известняками и мелами), на которых несогласно лежат более молодые неогеновые образования (известняки, пески, конгломераты, песчаники). Их абсолютные высоты — 300—330 м. Оба хребта — типичные куэсты, крутыми склонами обращенные к Каратау. Рельеф их довольно сложный, так как склоны прорезаны многочисленными ущельями, часть из которых представляет собой сквозные проходы; характерны также и останцы.

На западе Мангышлак глубоко вдается в Каспийское море, образуя п-ов Тюб-Караган, на котором мезозойские отложения погружены под несогласно залегающие третичные отложения (известняки, мергели, песчаники).

К юго-востоку от плато Тюб-Караган расположена равнина с увалисто-равнинным рельефом, сильно расчлененная долинами двух крупных гидрографических систем (в настоящее время сухих), которые начинаются от южного подножья Южного Актау и сливаются у впадины Карагие. Система Карагие —

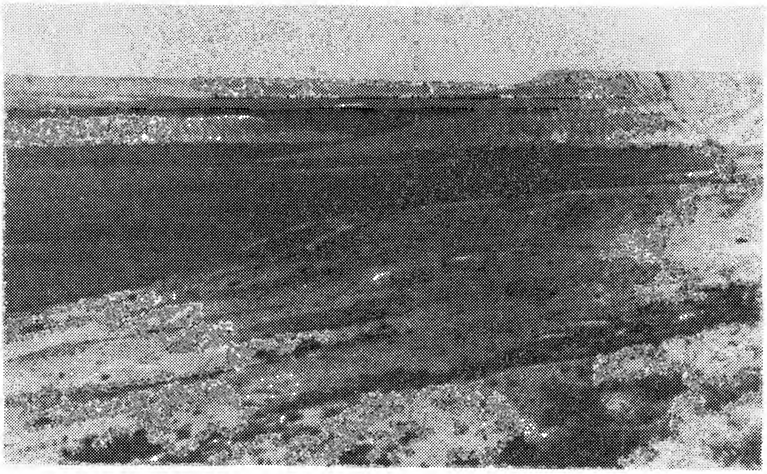


Рис. 2. Верховья гидрографической системы Карагие.

самая крупная на Мангышлаке, а впадина Карагие — самая глубокая в СССР (132 м ниже ур. м.) (рис. 2).

Восточнее впадины Карагие и южнее Мангызтау лежит Центрально-Мангышлакское плато, сложенное неогеновыми известняками. Особенностью его рельефа является большое количество западин и бессточных впадин, разных по площади и глубине, часто занятых в центре соровыми солончаками.

На юге Центрально-Мангышлакское плато крупными бессточными впадинами Каунды и Басгурлы отделяется от Кендирли-Каясанского плато, сложенного сарматскими известняками. Рельеф последнего малорасчлененный, с отдельными останцово-столовыми возвышенностями и большим количеством западин и депрессией, занятых такырами, с плоскими увалами (часто с выходами известняков) и с бозынгенами (выпуклыми или ровными участками с высокогипсоносными почвами).

Восточный Мангышлак также имеет сложный рельеф. Он представляет собой понижение, заполненное песчаными массивами, которые разделены останцами, увалами, сложенными мелами, глинами и песчаниками, депрессиями с солончаками и такырами.

На юго-востоке Мангышлака находится крупная впадина — Карын-Ярык, большая часть которой занята песчаными массивами. К наиболее пониженным участкам приурочены солончаки, вытянутые вдоль чинков, ограничивающих впадину со всех сторон.

Разнообразие растительных сообществ на Мангышлаке находится в прямой зависимости от разнообразия петрографического состава и химизма почвообразующих пород. Пестрота растительности в горах усиливается, кроме того, благодаря смене местообитаний от каменистых вершин до подножий сопок, что приводит к сменам растительных сообществ. В песчаных массивах характер растительного покрова зависит от степени связности песка.

На Мангышлаке распространены бурые и серо-бурые почвы.

Изменения в составе ценозов тесно связаны и с отличиями почв по механическому составу, по степени засоления. Кроме суглинистых, супесчаных, песчаных разностей широко распространены малоразвитые щебнистые почвы, пески, солончаки, такыры, бозынгены с только им присущими растительными сообществами.

Очень характерна комплексность растительного покрова, возникающая из-за неравномерного распределения влаги по элементам микрорельефа.

В растительности Мангышлака проявляются как общие закономерности, присущие всей пустынной области, так и специфические черты.

Как показали наши исследования, на равнинах с суглинистыми почвами доминируют сообщества ксерофильных полукустарничков, преимущественно полыней — *Artemisia terrae-albae, A. gurganica, A. lerchiana, A. halophila, A. kemrudica*, а также многолетних солянок — *Anabasis salsa, A. brachiata, Nanophyton erinaceum, Arthrophytum lehmannianum, Salsola gemmascens.*

Для каменисто-щебнистых почв на склонах сопок, увалов, чинков (обрывов) плато и бессточных котловин характерны сообщества ксерофильных кустарников и полукустарников: *Rhamnus sintenisii, Caragana grandiflora, Atraphaxis replicata, Convolvulus fruticosus, Salsola arbuscula, S. arbusculiformis, Ceratoides papposa.*

Ряд видов (*C. papposa, Atraphaxis replicata, Salsola arbuscula*), свойственных каменисто-щебнистым почвам, широко распространены и на песках наряду с псаммофильными кустарниками и полудеревьями такими, как виды родов *Calligonum, Haloxylon, Astragalus, Ammodendron.*

В состав сообществ кроме доминирующих и содоминирующих полукустарничков, полукустарников и кустарников входят также виды многолетнего разнотравья (виды родов *Haplophyllum, Inula, Jurinea, Centaurea, Euphorbia, Astragalus* и многие другие), злаки (виды родов *Stipa, Agropyron, Achnatherum, Stipagrostis* и другие), эфемероиды (*Poa bulbosa, Catabrosella humilis, Carex physodes*) и эфемеры (виды родов *Eremopyrum, Strigosella, Leptaleum, Veronica, Lepidium, Alyssum, Trigonella* и другие).

По богатству видового состава пустынные сообщества Мангышлака варьируют от одновидовых (на меловых и затакыренных почвах) до многовидовых фитоценозов, насчитывающих 60—70 видов (на песках и каменисто-щебнистых почвах). Общее проективное покрытие в сообществах достигает 30—40 %; в разреженных группировках на выходах пород и на зарастающих такырах не превышает 2—5 %. В годы благоприятные по количеству атмосферных осадков значительно увеличивается обилие эфемеров, благодаря которым общее проективное покрытие может достигать 70—80 %, а в отдельных случаях и 100 %.

Согласно литературным данным (Прозоровский, Малеев, 1947; Родин, Рубцов, 1956), на огромной территории пустынной области СССР выделяется три широтно-зональных типа пустынь, обусловленные изменениями солярного и термического режимов при движении с севера на юг: остепненные пустыни, настоящие или типичные и южные или эфемеровые. Наши материалы подтверждают это представление. Мы также дифференцируем растительность пустынной области на три подзональных полосы: северные, средние и южные пустыни (Рачковская и др., 1989; Рачковская и др., 1990).

Мангышлак расположен между 45° и 42° с. ш., и северные типы пустынь там отсутствуют. Бо́льшая его часть занята сообществами, которые по своему составу и структуре должны быть отнесены к сообществам средних пустынь, и одна пятая — пустынными сообществами, свойственными южным пустыням. Граница между этими подзональными подразделениями проходит к северу от 43° с. ш., пересекая Центрально-Мангышлакское плато несколько севернее впадин Каунды и Басгурлы, что соответствует и климатической границе. В полосе распространения средних пустынь среднегодовая температура 10.5 °C, в полосе южных пустынь — 11.5 °C, продолжительность безморозного периода соответственно 180—190 и 205—215 дней, суммы положительных температур выше 10 °C составляют 3600—3800° в средних и 3800—4200° в южных, среднее годовое количество осадков — 140—160 и 120 мм, максимум осадков в средних пустынях падает на летний, а в южных — на зимне-весенний периоды (Джамалбеков, 1974).

Растительный покров полосы средних пустынь на Мангышлаке, как и во всей пустынной области Северного Турана, сложен преимущественно сообществами северотуранского полукустарничка *Artemisia terrae-albae* (полынь белоземель-

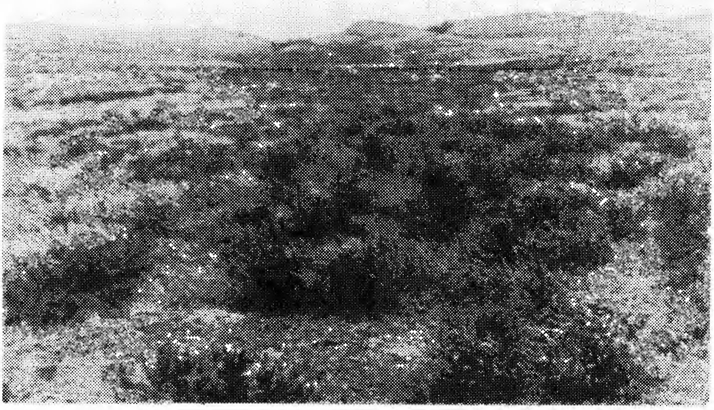


Рис. 3. Чернобоялычевые сообщества на склонах хр. Восточный Каратау.

ная) и казахстанско-северотуранской полукустарничковой солянки *Anabasis salsa* (биюргун). Своеобразие мангышлакских пустынь в этой подзональной полосе состоит в большой роли, которую играют здесь такие виды, как *Artemisia gurganica* (эндемик Мангышлака и Устюрта), *A. lerchiana* (северо-западнотуранский вид, находящийся на Мангышлаке на южной границе распространения), *Anabasis brachiata, Caragana grandiflora, Atraphaxis replicata, Convolvulus fruticosus* (последние три вида, как было сказано выше, распространены преимущественно на каменисто-щебнистых почвах и отчасти на песках).

Северотуранский вид *Salsola arbusculiformis*, широко распространенный как в северных, так и в средних пустынях восточнее Аральского моря и на северном Устюрте, встречается и на Мангышлаке, но находится здесь на западной границе своего ареала (рис. 3).

Белоземельнополынные пустыни, более или менее гомогенные по пространственной структуре, встречаются только на супесчаных почвах на п-ове Бузачи и на Центрально-Мангышлакском плато (восточнее впадины Карагие). Для них характерно участие итсигека (*Anabasis aphylla*) или житняка (*Agropyron fragile*) и обилие эфемеров, многолетнее разнотравье в них практически отсутствует.

Однородные по структуре биюргуновые, итсигеково-биюргуновые и кеуреково (*Salsola orientalis*)-биюргуновые пустыни приурочены к меловым почвам подчинковых равнин и меловым плато останцовых возвышенностей Южного Актау и Восточного Мангышлака. Встречаются они также вдоль западного чинка Устюрта.

Однако в целом однородные белоземельнополынные и биюргуновые пустынные сообщества не занимают больших площадей. Обычно они образуют комплексный покров, причем площадные соотношения этих сообществ в составе комплексов определяются степенью засоления почв. Комплексы сообществ из *Artemisia terrae-albae* и из *Anabasis salsa* приурочены как к суглинистым, так и к супесчаным засоленным почвам. Первые рассматриваются нами в качестве пелитофитных, а вторые — гемипсаммофитных вариантов зональной растительности (рис. 4).

Видовой состав как белоземельнополынных, так и биюргуновых сообществ очень беден по количеству многолетних видов, но эфемеры обычно обильны. На супесчаных засоленных почвах постоянным содоминантом в белоземельнополынных сообществах является *Salsola orientalis*, часто — *Anabasis aphylla*, иногда примешиваются злаки — *Agropyron desertorum* var. *dasyphyllum, Stipa caspia.*

Рис. 4. Комплекс белоземельнополынных и биюргуновых сообществ на Центрально-Мангышлакском плато.

Распространены на Мангышлаке также комплексы, в которых наряду с белоземельнополынными и биюргуновыми участвуют гурганскополынные (*Artemisia gurganica*) сообщества. Подобные комплексы, являющиеся региональной особенностью растительного покрова Мангышлака, характерны преимущественно для центра п-ова Бузачи, для равнин к западу от впадины Карагие до берега Каспийского моря и к югу от хр. Восточный Каратау. Сообщества *A. gurganica* приурочены к солонцам и к супесчаным солонцеватым почвам.

На щебнистых равнинах в данной подзональной полосе растительный покров более пестрый. Для гемипетрофитных вариантов пустынь на этих равнинах характерными видами являются галопетрофилы *Nanophyton erinaceum* и *Anabasis brachiata*, которые либо образуют сообщества (тасбиюргуновые и ежовниковые), либо являются содоминантами в белоземельнополынных и биюргуновых сообществах. Комплексы с участием тасбиюргуновых сообществ занимают большие площади на п-ове Тюб-Караган, на Центрально-Мангышлакском плато и доминируют в растительном покрове на северных шлейфах хр. Северный Актау. Комплексы с участием ежовниковых сообществ распространены в южной части Центрально-Мангышлакского плато.

Своеобразные комплексы с участием полынных сообществ, которые также относятся нами к гемипетрофитным вариантам средних пустынь, развиваются на супесчаных и легкосуглинистых почвах в том случае, когда они близко подстилаются ракушечниковыми известняками. Особенно характерны такие комплексы вдоль берега Каспийского моря. Их отличает участие злаков, то в большем, то в меньшем количестве примешивающихся к доминирующим видам полыней, и обилие эфемероидов. В северной половине п-ова Тюб-Караган в состав комплексов входят эфемерово-эфемероидно (*Catabrosella humilis*, *Poa bulbosa*)-злаково(*Stipa sareptana*, *Agropyron fragile*)-полынные(*Artemisia lerchiana*, *A. gurganica*) и эфемерово-эфемероидно-полынные со злаками сообщества. В первых (злаково-полынных) сообществах явно доминирует *A. lerchiana*, во вторых (полынных со злаками) — эдификатором является *A. gurganica*. В последних — характерно бо́льшее обилие эфемеров.

Южнее п-ова Тюб-Караган, между оврагом Тюлькули и мысом Ракушечным, на супесчаных щебнистых равнинах отмечены комплексы эфемерово-эфемероидно-полынных (*A. lerchiana*, *A. terrae-albae*, иногда с участием *Stipa caspia* и *Agropyron fragile*), и итсигеково-гурганскополынных сообществ.

Растительный покров Горного Мангышлака разнообразен. Среди петрофитных вариантов доминируют полынные пустыни, представленные тремя видами полыней: *Artemisia terrae-albae*, *A. gurganica* и *A. lerchiana*. Как было установлено нами (Рачковская и др., 1990), *A. lerchiana* является доминирующим видом в зональных сообществах северных пустынь, распространена она и в опустыненных степях Северного Казахстана. На Мангышлаке *A. lerchiana* заходит в полосу средних пустынь, но приурочена там только к почвам легкого механического состава. Лерхополынные пустыни характерны для увалов, сложенных незасоленными песчаниками, окружающих хребты Каратау. В их составе всегда обильны злаки (*Stipa caspia, Agropyron fragile*) и эфемероид-псаммофил *Carex physodes.* На каменистых почвах по вершинам увалов в сообществах наряду с *Artemisia lerchiana* участвует *A. terrae-albae.* Злаков меньше, чем на склонах. Очень характерно многолетнее разнотравье: *Astragalus ustiurtensis, Jurinea persimilis, Haplophyllum obtusifolium.* Много эфемеров. В этих сообществах обязательно участие полукустарников *Ceratoides papposa* и *Convolvulus fruticosus.* На шлейфах развивается комплекс белоземельнополынных и биюргуновых сообществ.

Полынные пустыни из *Artemisia lerchiana* и *A. terrae-albae* являются на Мангышлаке показателями супесчаных и легкосуглинистых почв. Подобные пустыни господствуют в западной половине хр. Северный Актау на песчаниках и известняках. На склонах на маломощных щебнистых почвах распространены эфемероидно-злаково-полынные (*A. lerchiana, A. terrae-albae, Agropyron fragile, Stipa caspia, Catabrosella humilis, Poa bulbosa*) пустыни часто с участием полукустарникового вида петро-псаммофила *Ceratoides papposa* (терескена). В эфемероидно-злаково-терескеново-пустынных сообществах обычен ковыль *Stipa sareptana* (тырсик), который, как и *Artemisia lerchiana*, является одним из эдификаторных видов опустыненных степей Казахстана и содоминантом в северных пустынях Турана. На Мангышлаке этот ковыль хороший индикатор каменисто-щебнистых почв легкого механического состава или близкого подстилания коренных пород.

Для каменистых почв на вершинах и склонах гор характерны ежовниковые и кустарниково-полукустарниковые (*Convolvulus fruticosus, Ceratoides papposa, Salsola arbuscula, Atraphaxis replicata, Caragana grandiflora, Rhamnus sintenisii*) пустыни.

На шлейфах покров комплексный, состоящий из эфемероидно (*Poa bulbosa, Catabrosella humilis*)-житняково-белоземельнополынных, белоземельнополынно-тасбиюргуновых и тасбиюргуновых сообществ.

Только в центральной части хр. Северный Актау и на внешней гряде хр. Восточный Каратау отмечены сообщества с доминированием или содоминированием *Salsola arbusculiformis* (черного боялыча). В Северном Актау он обилен вместе с *Ceratoides papposa* в полынных (*Artemisia lerchiana, A. terrae-albae*) сообществах.

В восточной части хр. Северный Актау на малоразвитых суглинистых щебнистых почвах на склонах гор, сложенных известняками, преобладают разнообразные по составу белоземельнополынные пустыни: кеуреково (*Salsola orientalis*)-белоземельнополынные, злаково-полукустарниково-белоземельнополынные (*Artemisia terrae-albae, Salsola arbuscula, Ceratoides papposa, Agropyron fragile, Stipa caspia*) и другие. С каменистыми почвами вершин гор в этой части хребта связаны ежовниковые, белоземельнополынно-ежовниковые, ежовниково-полукустарниково-кустарниковые (*Salsola arbuscula, Convolvulus fruticosus, Ceratoides papposa, Anabasis brachiata*) сообщества. Растительный покров на шлейфах комплексный и представлен тасбиюргуновыми, белоземельнополынными и биюргуновыми сообществами.

Полынники из *Artemisia gurganica* очень широко распространены в хребтах Каратаушик, Западный и Восточный Каратау, входящих в систему Каратау. Почвообразующими породами в этих хребтах являются засоленные песчаники и сланцы. На малоразвитых щебнистых почвах на склонах гор обычны злаково (*Stipa caspia, Agropyron fragile*)-полынные сообщества, в которых вместе с *Artemisia gurganica* обильна *A. terrae-albae*. Для сильно каменистых почв характерны полынные сообщества, где произрастает только *A. gurganica*. В этих ценозах обильны злаки (*Stipa caspia*, петрофильные виды *Achnatherum caragana* и *Eragrostis collina*), полукустарниковый вьюнок-петрофил *Convolvulus fruticosus*. Эфемероиды (*Poa bulbosa* и *Catabrosella humilis*) чаще входят в состав сообществ на склонах северной экспозиции, на склонах же южной экспозиции более обильны эфемеры (*Anisantha tectorum, Alyssum desertorum*). На каменистых вершинах распространены полукустарниково-кустарниковые (*Caragana grandiflora, Atraphaxis replicata, Salsola arbuscula, Convolvulus fruticosus*) сообщества. На шлейфах Каратау, как и на шлейфах хр. Северный Актау, растительность комплексная. Комплексы включают эфемероидно-полынные (*Artemisia gurganica, A. terrae-albae, Catabrosella humilis, Poa bulbosa*) и полынно (*Artemisia gurganica, A. terrae-albae*)-тасбиюргуновые сообщества.

Растительный покров Южного Актау отличается большой пестротой, что связано со сложностью его геоморфологии и чередованием различных по петрографическому составу пород. На пластообразных вершинах многочисленных увалов обычны комплексы белоземельнополынных и биюргуновых сообществ, хотя и встречаются массивы однородных биюргуновых пустынь. Такой же характер растительности сохраняется и на подгорных равнинах. По склонам увалов на суглинистых почвах доминируют белоземельнополынные пустыни, на песчаных — лерхополынные. Полукустарниково-кустарниковые сообщества, связанные с каменистыми почвами вершин и верхних частей склонов, как и во всем Горном Мангышлаке, являются ландшафтными и в Южном Актау.

Характерной чертой растительного покрова Горного Мангышлака является наличие саксаульчиковых (*Arthrophytum lehmannianum*) сообществ, приуроченных к засоленным песчаникам. Этот вид хотя и имеет довольно обширный ареал (Мусаев, 1969), но, как правило, его сообщества не занимают больших площадей, поэтому его достаточно широкое распространение на Мангышлаке представляет значительный интерес.

Своеобразной особенностью ландшафтов Горного Мангышлака, особенно хребтов Северный и Южный Актау, являются многочисленные выходы меловых пород и меловые останцы. С этими породами связаны разнообразные по составу сообщества. На мелкоземистых остаточно-карбонатных почвах распространены биюргуново-кеуреково-белоземельнополынные сообщества, на каменистых почвах — ежовниковые, биюргуново-ежовниковые, ежовниково-белоземельнополынные с участием полукустарников и кустарников (*Salsola arbuscuma, Ceratoides papposa, Caragana grandiflora*) сообщества, на шлейфах — комплексы кеуреково-белоземельнополынных и тасбиюргуновых сообществ.

Необходимо подчеркнуть большую роль *Nanophyton erinaceum* в растительности Горного Мангышлака. Он образует сообщества или является содоминантом в разнообразных полынных пустынях. Тасбиюргуновые сообщества не только участвуют в комплексах на шлейфах всех хребтов, но часто встречаются на склонах, сложенных засоленными породами в хр. Западный Каратау, на куэстах между Западным и Восточным Каратау и на п-ове Тюб-Караган.

Большие площади в полосе средних пустынь на п-ове Бузачи и к юго-востоку от Горного Мангышлака (в Восточном Мангышлаке) занимают равнины с песчаными почвами и песчаные массивы. Осоково (*Carex physodes*)-злаково (*Agropyron fragile, Stipa caspia*)-лерхополынные пустыни характерны для песчаных равнин и маломощных песков. В сообществах на маломощных песках обязательно присутствуют кустарники и полукустарники (*Atraphaxis replicata, Convolvulus fruticosus, Salsola arbuscula*).

С барханными, бугристыми и грядовыми песками связаны псаммофитнокустарниковые пустыни. По вершинам барханов и гряд на рыхлых песках распространены псаммофитнополынно-псаммофитнокустарниковые (виды рода

Calligonum, Astragalus karakugensis, Salsola arbuscula, Atraphaxis replicata, Artemisia santolina, A. tschernieviana) сообщества. Ниже по склонам они сменяются сообществами с доминированием *A. santolina*, в которых участвуют кустарники, а еще ниже — полынниками из *A. lerchiana, A. terrae-albae* с участием злаков (*Agropyron fragile, Stipa caspia*) и разнотравья.

На востоке на песках господствуют черносаксауловые (*Haloxylon aphyllum*) пустыни. На вершинах высокогрядовых песков распространены осоково (*Carex physodes*)-санталополынно-черносаксауловые сообщества с обилием *Ferula foetida*. Ниже по склонам они сменяются осоково-житняково-астрагалово (*Astragalus karakugensis*)-санталополынными с участием *Ferula foetida, Stipagrostis pennata, Salsola arbuscula, Iris tenuifolia, Kochia prostrata*, а затем — осоково-житняково-белоземельнополынными с *Salsola arbuscula, Kochia prostrata, Ferula foetida* и осоково-кеуреково-белоземельнополынными с *Salsola arbuscula, Ferula foetida* сообществами. На невысоких бугристых песчаных массивах с пылевато-песчаными почвами преобладают терескеновые пустыни. Большие площади занимают и сообщества с участием терескена: осоково-злаково-терескеново-полынные (*Artemisia lerchiana, A. terrae-albae*).

На солончаках и солончаковых почвах отмечены сарсазановые (*Halocnemum strobilaceum*), поташниковые (*Kalidium foliatum, K. caspicum*), однолетнесолянковые (виды родов *Suaeda, Climacoptera*), солеросовые (*Salicornia europaea*), кокпековые (*Atriplex cana*), биюргуновые, ажрековые (*Aeluropus littoralis*) сообщества.

Полоса южных пустынь занимает южную часть Центрально-Мангышлакского плато, Киндерли-Каясанское плато и южную половину впадины Карын-Ярык, что составляет одну пятую площади Мангышлака. Растительность южных пустынь отличается от располагающихся севернее средних пустынь по формационному составу господствующих сообществ. В этой подзональной полосе доминирующими являются ценозы, представленные южно-туранской полукустарничковой полынью *Artemisia kemrudica* и ирано-туранской полукустарничковой солянкой *Salsola gemmascens*.

Растительный покров в полосе южных пустынь на Мангышлаке более однороден, чем в полосе средних пустынь, что обусловлено меньшей сложностью рельефа и однообразием эдафических условий. Характерной особенностью ландшафта этой подзональной полосы являются многочисленные бозынгены, с которыми связаны ежовниковые (*Anabasis brachiata*) группировки. По всей территории распространены невысокие увалы с каменистыми и щебнистыми склонами, для которых характерны кустарниково-полукустарниковые (*Salsola arbuscula, Atraphaxis replicata*) сообщества. Большие площади заняты такырами, лишенными растительности или зарастающими курчавковыми (*A. replicata*) и курчавково-полынными (*Artemisia gurganica, A. kemrudica*) сообществами.

На равнинах с глинистыми почвами господствуют комплексы кемрудополынных и тетыровых (*Salsola gemmascens*) сообществ. Большую фитоценотическую роль и в этой подзональной полосе продолжает играть *Anabasis salsa*: на севере биюргунники образуют комплексы с кеуреково-кемрудополынными и курчавково-кемрудополынными сообществами. Южнее биюргун является в основном содоминантом в биюргуново-тетыровых сообществах. *Artemisia terrae-albae* — типично северотуранский вид тоже заходит в южные пустыни, но только по закрепленным пескам, где вместе с *A. kemrudica* образует осоково-злаково-полукустарниково-полынные (*A. kemrudica, A. terrae-albae, Salsola arbuscula, Astragalus karakugensis, Stipa caspia, Carex physodes*) сообщества. По слабозакрепленным пескам разрастаются *Haloxylon aphyllum, H. persicum, Salsola arbuscula, Ammodendron eichwaldii, Stipagrostis karelinii, Artemisia santolina*.

На щебнистых равнинах, близко подстилаемых коренными породами (на глубине 50—60 см), которые тянутся вдоль берега моря и залива Кара-Богаз-Гол, растительный покров очень пестрый: комплексы состоят из 5—6 компонентов, в то время как на нещебнистых равнинах — из 2—3. В состав этих гемипетрофитных комплексов постоянно входят ежовниковые сообщества, многолетнесолянковые (*Salsola gemmascens, S. orientalis, Anabasis salsa, A. brachiata*) наряду с кемрудополынными и тетыровыми. В составе последних часто обилен *A. brachiata*, нередко отмечено единичное участие *Salsola arbuscula* или *Haloxylon aphyllum*.

На выходах пород набор сообществ мало изменяется по сравнению со щебнистыми равнинами. Отличие состоит в иных соотношениях по занимаемой ими площади. Господствующими становятся многолетнесолянковые, ежовниковые и с участием ежовника ценозы, появляются полукустарниково-кустарниковые (*Rhamnus sintenisii, Atraphaxis replicata, Convolvulus fruticosus, Salsola arbuscula*) сообщества.

В крупных песчаных массивах, сосредоточенных в Карын-Ярыкской впадине, характерны осоково-саксаулово-псаммофитнокустарниковые (*Salsola arbuscula, Ammodendron eichwaldii, Haloxylon persicum, Carex physodes*) пустыни. Они распространены как по вершинам, так и по верхним частям высоких гряд на слабозакрепленных песках. Ниже эти сообщества сменяются осоково-кеуреково (или злаково)-полукустарниково-полынными (*Artemisia kemrudica, Atraphaxis replicata, Salsola arbuscula, S. orientalis* (или *Stipa caspia, Agropyron fragile*), *Carex physodes*) пустынями на закрепленных песках.

На солончаках и солончаковых почвах в отличие от средних пустынь отсутствуют кокпековые и ажрековые сообщества, появляются карабараковые (*Halostachys caspica*), реамюриевые (*Reaumuria fruticosa*) и тетыровые с участием *Haloxylon aphyllum*.

В заключение хочется еще раз подчеркнуть наиболее важные закономерности и своеобразие растительности Мангышлака, которое состоит в следующем.

1. Пустынная растительность Мангышлака относится к двум крупным ботанико-географическим типам: северотуранскому и южнотуранскому, при этом северотуранские пустыни, подразделяющиеся на территории всей пустынной области СССР на северные и средние подзональные типы, на Мангышлаке представлены только сообществами средних типов пустынь.

2. Растительный покров Мангышлака отличается значительной неоднородностью и включает разнообразные эдафические варианты сообществ: пелитофитные на суглинистых почвах, гемипсаммофитные на супесчаных почвах, гемипетрофитные на щебнистых суглинистых и супесчаных почвах, петрофитные на малоразвитых каменисто-щебнистых почвах, псаммофитные на песчаных почвах и песках, гипергалофитные на солончаковых почвах и солончаках. На равнинах преобладает комплексная растительность, в Горном Мангышлаке и на песчаных массивах широко распространены серии несформировавшихся группировок и сообществ. Разнообразие создают и своеобразные растительные группировки и сообщества, произрастающие в разного рода западинах, на такырах, бозынгенах, выходах пород, чрезвычайно характерных для ландшафтов Мангышлака.

3. Ряд видов, играющих большую фитоценотическую роль в растительном покрове пустынной области, находится здесь на границе своего ареала: *Artemisia lerchiana* (на южной границе), *Salsola arbusculiformis* (на западной), *Arthrophytum lehmannianum* (на западной), *Caragana grandiflora* (на восточной), *Stipa sareptana* (на южной) и имеет более узкую экологическую амплитуду, чем на остальной части ареала.

4. Большую роль в растительности Мангышлака играют: полукустарничковая полынь *Artemisia gurganica*, полукустарничковые солянки петрофилы — *Anabasis brachiata, Nanophyton erinaceum*, полукустарники и кустарники петрофилы и псаммофилы — *Ceratoides papposa, Convolvulus fruticosus, Salsola arbuscula, Caragana grandiflora, Atraphaxis replicata, Rhamnus sintenisii*. Все эти виды (за исключением *Artemisia gurganica*) встречаются и на остальной

территории туранских пустынь, но здесь они либо создают своеобразные сообщества, либо участвуют в своеобразных, присущих только Мангышлаку, комплексах.

5. На всей территории Мангышлака велико участие эфемероидов *Poa bulbosa* и *Catabrosella humilis* в составе гемипетрофитных и петрофитных вариантов пустынь и *Carex physodes* — в псаммофитных.

6. В подзональной полосе средних пустынь на Мангышлаке характерно (часто значительное) участие злаков (*Agropyron fragile, Stipa caspia, S. sareptana*) в гемипетрофитных, петрофитных и псаммофитных сообществах (в последних также и в полосе южных пустынь, исключая *S. sareptana*).

7. Основываясь на широком распространении злаков, ряд исследователей сделали заключение о наличии вертикальной поясности в Горном Мангышлаке (Геоботаническая. . ., 1954; Кисыков, 1955; Казахстан, 1969). Однако обилие злаков в составе сообществ на Мангышлаке всегда связано или с почвами легкого механического состава, или с выходами песчаников, поэтому их появление является отражением определенных эдафических условий, а не явлением вертикальной поясности. Об этом уже говорилось в литературе (Сахаров, 1967), и это подтверждено нашими исследованиями.

8. Проводя районирование Мангышлака, У. К. Кисыков (1955) выделил Тюб-Караганский район опустыненных степей, с чем нельзя согласиться, так как несмотря на обилие злаков в составе сообществ на этой части территории Мангышлака структура сообществ не степная, а пустынная (доминируют полукустарничковые полыни, отсутствуют виды многолетнего пустынно-степного и пустынного разнотравья, покров разреженный — общее проективное покрытие 30—40 %).

9. Для всех эдафических вариантов пустынь Мангышлака характерны эфемеры, обилие которых зависит от погодных условий.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агеева Н. Т. Растительность полуострова Мангышлак и перспективы ее освоения // Учен. зап. Казах. ун-та. Биология и почвоведение. 1955. Т. 17. С. 3—22. — *Агеева Н. Т., Худайбергенов Э. Б.* Серополынники полуострова Мангышлак // Изв. АН КазССР. Сер. ботаники и почвоведения. 1962. Вып. 1(13). С. 83—88. — *Андрусов Н. И.* Мангышлак. Материалы для геологии Закаспийской области // Тр. Арало-Касп. эксп. 1915. Ч. 11, вып. 8. С. 358—378. — *Борнеман Б. А., Спиридонов М. Д.* Очерк почв и растительности полуостровов Мангышлак и Бузачи // Материалы Комис. экспед. исслед. Л., 1929. Вып. 12. С. 1—60. — *Викторов С. В.* Связи растительности с литологическими условиями в песках Тюе-су (равнинный Мангышлак) // Изв. Всесоюз. геогр. о-ва. 1980. Т. 112, вып. 4. С. 347—350. — *Вышивкин Д. Д.* Исследование растительности для познания засоления почвообразующих пород на примере полуострова Мангышлак: Автореф. дис. . . . канд. геогр. наук, М., 1959. 17 с. — *Вышивкин Д. Д.* Геохимические ландшафты полуострова Мангышлак // Вопросы индикационной геоботаники. М., б. и., 1960. С. 61—69. — *Вышивкин Д. Д.* Связь растительности с мощностью элювиально-делювиальных отложений на плато Устюрт и на равнинном Мангышлаке // Тр. МОИП. Растительные индикаторы почв, горных пород и подземных вод. 1964. Т. 8. С. 149—153. — *Геоботаническая* карта СССР. М 1 : 4 000 000. М.: ГУГК, 1954. — *Джамалбеков Е. У.* Природные условия // Почвы полуострова Мангышлак. Алма-Ата: Наука, 1974. С. 6—22. — *Доленко Г. И.* Краткое описание ландшафтных районов западного Усть-Урта и равнинного Мангышлака // Материалы Комис. экспед. исслед. Л., 1930. Вып. 4, ч. 2. С. 1—70. — *Казахстан.* М.: Наука, 1969. 482 с. — *Кисыков У. К.* Растительность и кормовые ресурсы Горного Мангышлака: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Алма-Ата, 1953. 14 с. — *Кисыков У. К.* Материалы к флоре Горного Мангышлака // Тр. Ин-та ботан. АН КазССР. 1955. Т. 1. С. 84—117. — *Кисыков У. К.* Луговая растительность Горного Мангышлака и ее хозяйственное значение // Тр. Ин-та ботан. АН КазССР. 1960. Т. 8. С. 189—195. — *Кисыков У. К.* Степи Горного Мангышлака // Сб. реф. науч. работ Казах. пед. ин-та. Алма-Ата, 1961. Вып. 10. С. 38—40. — *Мусаев И. Ф.* Карты ареалов эдификаторных растений Турана // Ареалы растений флоры СССР. Л.: Изд-во

ЛГУ, 1969. Вып. 2. С. 120—167. — *Прозоровский А. В., Малеев В. П.* Азиатская пустынная область // Геоботаническое районирование. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1947. С. 111—146. — *Рачковская Е. И., Сафронова И. Н., Храмцов В. Н.* К вопросу о зональности растительного покрова пустынь Казахстана и Средней Азии // Бот. журн. 1990. Т. 75, № 1. С. 17—26. — *Рачковская Е. И., Сафронова И. Н., Храмцов В. Н.* и др. Проект легенды мелкомасштабной карты растительности пустынь Казахстана и Средней Азии // Геоботаническое картографирование. 1989. Л.: Наука, 1989. С. 3—39. — *Родин Л. Е., Рубцов Н. И.* Полукустарничковые полынные и солянковые пустыни // Растительный покров СССР. Пояснительный текст к «Геоботанической карте СССР», М. 1 : 4 000 000. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. Т. 2. С. 731—797. — *Романович В. В.* Растительные ресурсы полуострова Мангышлак и использование их для озеленения // Тр. бот. садов АН КазССР. Алма-Ата, 1969. Т. 10. С. 48—56. — *Русанов Ф. Н.* Очерк растительности западного Усть-Урта и равнинного Мангышлака // Материалы Комис. эксп. исслед. 1930. Вып. 26. С. 70—124. — *Сафронова И. Н.* Карта растительности Мангышлака // Геоботаническое картографирование. 1986. Л.: Наука, 1986а. С. 41—55. — *Сафронова И. Н.* Растительный покров пустынь Мангышлака // Природные ресурсы пустынь и их освоение: Тез. докл. V Всесоюз. науч. конф. (Ашхабад, 14—16 сент. 1986). Ашхабад: Ылым, 1986б. С. 229—232. — *Сафронова И. Н.* Индикаторная роль полыней Мангышлака // Тез. докл. Всесоюз. науч. совещ. «Ландшафтная индикация для рационального использ. природ. ресурсов» (Москва, ноябрь 1986). М.: Изд-во МГУ, 1986в. С. 92—93. — *Сахаров С. И.* Ландшафты восточной части Горного Мангышлака // Развитие географических наук в Казахстане. Алма-Ата: Казахстан, 1967. С. 126—132. — *Федорович Б. А.* Равнины и низкогорья Турана // Геоморфологическое районирование. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1947. С. 91—103. — *Шлезингер А. Е.* К вопросу о расчленении пермотриасового (каратауского) комплекса полуострова Мангышлак // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1959. Т. 34, вып. 6. С. 59—66.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 30 V 1990.

SUMMARY

The vegetation of Mangyshlak, located in the desert region of the USSR, is characterized. The middle and southern deserts are prevailing there, and the northern deserts and steppes are absent. Plant communities are highly variable due to the diversity of geological-geomorphological and the edaphic environmental conditions of the region. Heterogeneity is the characteristic feature of the horizontal structure of vegetation. Altitudinal zonation is not manifested in the mountains of Mangyshlak and their vegetation has many specific features.

УДК 581.552(470.21)

© 1991

Н. Ю. Политова

CO_2-ГАЗООБМЕН И ГОДИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ В СООБЩЕСТВАХ ГОРНОЙ ТУНДРЫ ХИБИН

N. J. POLYTOVA. THE CO_2-GAS EXCHANGE AND ANNUAL PRODUCTION IN PLANT COMMUNITIES OF THE KHIBINY MOUNTAIN TUNDRA

Представлены и проанализированы данные по годичной продукции двух сообществ горно-тундрового пояса Хибин, полученные разными методами — традиционным весовым и эколого-физиологическим. Показана возможность оценки годичной продукции растительных сообществ не нарушающим целостности покрова методом определения CO_2-газообмена.

Исследование фотосинтетической деятельности растений и сложных растительных сообществ в настоящее время приобретает особое значение как основа знаний о первичной биологической продуктивности в природных экосистемах и формировании урожаев в агрофитоценозах. Такие исследования носят системный характер, так как связаны с необходимостью анализа многокомпонентных и многофункциональных биологических объектов. Полученная информация позволяет понять, как функционируют экосистемы разных регионов, как происходит регулирование их работы по накоплению органического вещества, за счет которого существует все полезное, все прекрасное и все живое на нашей планете (Заленский, 1977).

Большое количество работ, посвященных закономерностям изменения продуктивности единицы площади листа, дает возможность наметить пути дальнейших исследований продуктивности при переходе на организменный уровень — от листа на отдельные растения и целые сообщества. Широко известная у нас в стране и за рубежом теория фотосинтетической продуктивности, разработанная А. А. Ничипоровичем, касается главным образом агрофитоценозов. Для сообществ дикорастущих растений такой обобщающей теории нет, хотя отдельные опыты определения основных элементов продукционного процесса у «дикарей» проводились и у нас в стране, и за рубежом (Dennis, 1968; Johnson, Kelley, 1970; Tieszen, 1972; Dennis, Tieszen, 1972; Mayo et al., 1972; Kjelvik et al., 1975; Lewis, Callaghan, 1976; Добринский и др., 1978, 1983).

Трудность постановки таких исследований заключается не только в определении газообмена целостных сообществ, но и в том, что для сравнения необходимы количественные данные о морфологической структуре и фитомассе растений. Настоящая работа является поиском пути преодоления многообразных методических и методологических трудностей, стоящих перед исследователями продукционного процесса на уровне сообщества, попыткой перехода на более высокий уровень исследования (целого сообщества), используя для этого методы, разработанные для уровня более низкого (отдельные органы или растения).

В настоящее время наиболее распространены методические подходы, основанные на определении годичной продукции, как совокупного показателя с помощью традиционного весового метода и на определениях углекислотного газообмена отдельного растения (или отдельного листа) с последующим пересчетом данных на сообщество. Газообмен целого растения в полевых условиях также определяют расчетным путем — суммированием газообмена по органам (ассимилирующим и не ассимилирующим). Данные такого «дробного» учета, как правило, не дают полного представления о формировании органического вещества в растительном сообществе.

Эколого-физиологический метод, примененный в наших исследованиях, позволяет получать данные о годичной продукции как интегральном показателе. Он основан на оценке продуктивности сообщества по динамике CO_2-газообмена без внесения изменений в их структуру и функционирование. Для Кольской Субарктики имеющиеся в литературе сведения об эколого-физиологической характеристике растительности относятся к уровню отдельных органов (Локтева, 1986; Лукьянова и др., 1986; Герасименко, Швецова, 1989). Для ненарушенных участков растительного покрова такие данные отсутствуют.

Объекты и методика исследования

Работа проведена в Хибинском горном массиве, расположенном в центральной части Кольского полуострова (67—68° с. ш.). Объектами исследования были выбраны растительные сообщества: воронично-ерниковое (Empetrum hermaphroditum+Betula nana) и воронично-лишайниковое (Empetrum hermaphroditum+Cetraria nivalis+Alectoria ochroleuca) на юго-западном склоне горы Расвумчорр (отрог Ловчорр) на высоте около 600 м над ур. м. Это наиболее распространенные в Хибинах кустарничковые тундры (Мишкин, 1953; Раменская, 1983). Несмотря на то, что тундры с доминированием лишайников чаще всего встречаются в верхней части горного пояса, в Хибинах нет ясной зональности и типы тундр чередуются из-за особенностей рельефа (Мишкин, 1953). В выбранных сообществах были заложены пробные площади размером 10×10 м, для которых закартирована горизонтальная структура в масштабе 1 : 100 с выделением микрогруппировок.

Воронично-ерниковое сообщество имеет сомкнутый растительный покров (проективное покрытие 100 %), высота его в среднем 20—25 см, кустарники *Salix glauca* и *Juniperus sibirica* достигают 30—40 см. Оно представлено 6 микрогруппировками: травяно-кустарничковой, лишайниковой, вороничной, ерниковой, ивовой и можжевельниковой. Воронично-лишайниковое сообщество имеет разреженный растительный покров (проективное покрытие 74 %), высота его не превышает 15 см. Это в основном лишайники и распростертые кустарнички. Воронично-лишайниковое сообщество представлено 4 микрогруппировками: арктоусовой, лишайниковой, толокнянковой и мохово-кустарничковой. Исследованные сообщества отличает малое участие мохообразных.

После выявления структурных элементов растительности и установления количественных соотношений между ними в каждой микрогруппировке определили запас и структуру фитомассы и годичной продукции (Политова, 1990).

CO_2-газообмен определяли с помощью инфракрасных газоанализаторов ГИАМ-5М и Инфралит-4 в открытой системе по абсолютной схеме (Вознесенский и др., 1965; Вознесенский, Щербатюк, 1982). Для исследования газообмена ненарушенных участков сообществ применяли ассимиляционные камеры из оргстекла, устанавливаемые на постоянные рамки (25×25 см). Высоту камер изменяли в зависимости от высоты растительного покрова. Скорость тока воздуха и объем ассимиляционных камер подбирали в каждом отдельном случае так, чтобы за время экспозиции не происходило снижения интенсивности газообмена. Температура воздуха в камере во время опыта отличалась от наружной на 2—3 °С, перемешивание воздуха создавали электровентилятором. Интенсивность потока CO_2 из подземной сферы экосистемы измеряли на аналогичных участках микрогруппировок, где предварительно на уровне подстилки срезали надземную фитомассу. CO_2-газообмен рассчитывали в мг CO_2 на м^2 поверхности, занимаемой сообществом за определенный промежуток времени (час, сутки, сезон). Годичную продукцию, по данным CO_2-газообмена, рассчитывали, принимая во внимание коэффициент пересчета количества CO_2 на конечные продукты фотосинтеза равным 0.68 и включенные в эти продукты минеральные вещества (примерно 5 % от всей фитомассы; Манаков, 1972).

Для исследования процесса формирования органического вещества в растительном сообществе необходимо детальное изучение всех потоков CO_2, составляющих углеродный баланс (разность между приходом и расходом). Приходом следует считать общее количество углекислоты, которое связывается в процессе фотосинтеза в течение года. С методической точки зрения гораздо труднее учесть расходный компонент углеродного баланса. Значительная часть фотосинтетически усвоенного потока CO_2 расходуется на дыхание надземных и подземных частей сообщества. Затраты на дыхание в сообществах различных ботанико-географических зон сильно варьируют. Так, в тропических и вечнозеленых жестколиственных лесах общие затраты на дыхание составляют 72—77 % от продуктивности сообщества, в широколиственных лесах — 60—65 %, в прериях и тундре — 60 %, в низкотравной прерии и холодной кустарниковой пустыне — 30 % (Титлянова, 1977).

Важную часть углеродного баланса сообщества составляет поток CO_2 из подземной сферы. Он представляет собой интегральную величину и продуцируется в нескольких процессах: дыхание подземных органов растений и почвенных беспозвоночных, освобождение CO_2 при разложении растительных и животных остатков микробиологическим, биохимическим и химическим путями, при минерализации гумуса. Вычленить отдельные элементы в настоящее время не представляется возможным. Поэтому для расчетов, как правило, используют величину суммарного почвенного потока CO_2 (Титлянова, 1977; Наумов, 1981). Какой же процент от общего «почвенного дыхания» приходится непосредственно на корни и корневища растений? Попытки примерной оценки этой величины существуют (Kucera, Kirkham, 1971; Jong, Schappert, 1972; Andrews et al., 1974; Billings et al., 1977; Warembourg, Paul, 1977; Наумов, 1978). Так как имеющиеся в мировой науке и практике способы исследования подземных органов растений чаще всего основаны на их раскопках, что, естественно, приводит к нарушению целостности и сбалансированности всей подземной сферы сообщества, то и данные, приводимые в различных публикациях даже для одного типа сообществ, плохо согласуются. Тундровые растительные сообщества как в надземной, так и особенно в подземной сферах изучены очень незначительно, а для Хибин подобных материалов нет вообще.

Не менее важным фактором, влияющим на углеродный баланс любого растительного сообщества, является продолжительность вегетационного периода, которая в конечном счете определяет величину годичной продукции. В условиях Хибинского горного массива продолжительность вегетационного периода (с температурой $\geqslant +5$ °С) в среднем составляет около 90 дней, а соотношение светлых и темных часов за этот период — примерно 1850 и 400 соответственно (Таблицы. . ., 1966).

Результаты и обсуждение

Оценка чистой первичной продукции исследуемых сообществ, по данным углекислотного газообмена, сделана с использованием формулы, составленной на основе общеизвестной формулы фотосинтетической продуктивности (Ничипорович и др., 1961) с учетом всех потоков углеродного баланса сообщества:

$$P=(ПФ_{с}+П_{д}\cdot Т_{д})-(Д_{н}-П_{н})\cdot Т_{н},$$

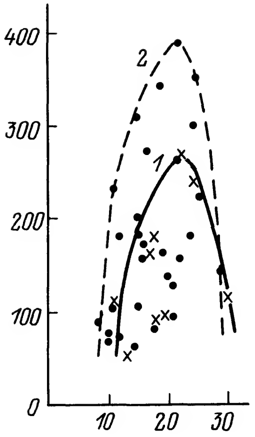


Рис. 1. Экологические температурные кривые наблюдаемого фотосинтеза в ерниковой микрогруппировке воронично-ерникового сообщества.

1 — 1988 г.; *2* — 1989 г. По оси абсцисс — температура воздуха, °С, по оси ординат — газообмен, мг $CO_2 \cdot м^{-2} \cdot час^{-1}$.

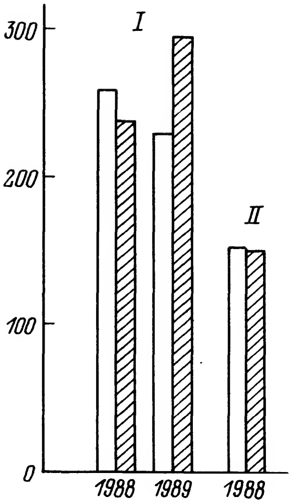


Рис. 2. Годичная продукция воронично-ерникового (*I*) и воронично-лишайникового (*II*) сообществ.

Незаштрихованные столбики — по весовому методу, *заштрихованные* — по CO_2-газообмену. По оси ординат — годичная продукция, г · $м^{-2}$ · $год^{-1}$.

где $ПФ_с$ — продуктивность наблюдаемого фотосинтеза за сезон (по экологической температурной кривой CO_2-газообмена); $П_д$ — поток CO_2 из подземной сферы сообщества в дневные часы; $Д_н$ — дыхание растительного сообщества в ночные часы; $П_н$ — поток CO_2 из подземной сферы сообщества в ночные часы; $Т_д$ и $Т_н$ — «рабочее время» фотосинтеза и дыхания соответственно в дневные и ночные часы. В основу определений фотосинтетической продуктивности ($ПФ_с$) были положены данные экологических температурных кривых наблюдаемого фотосинтеза (рис. 1) и наблюдений за температурой воздуха в течение вегетации в районе исследования. Весь вегетационный период был разделен на пятидневки, для которых определены средние температуры воздуха. По экологической температурной кривой для каждой микрогруппировки находили соответствующую этой температуре интенсивность фотосинтеза. Используя полученные величины наблюдаемого фотосинтеза и количество светлых часов за тот же период, рассчитывали фотосинтетическую продуктивность. Другие величины указанной формулы определяли в соответствии с описанными ранее методами исследования.

Проведенные расчеты позволили получить следующие результаты. За вегетационный период в разных микрогруппировках изученных сообществ всего ассимилируется от 180 до 530 г CO_2 · $м^{-2}$, а сообществами (с учетом проективного покрытия) — 215—415 г CO_2 · $м^{-2}$ в год. При этом углекислота, выделившаяся из подземной сферы экосистемы, составляет 14—50 % от связанной в процессе фотосинтеза (табл. 1). Годичная продукция, оцененная по углекислотному газообмену, в микрогруппировках воронично-ерникового сообщества варьирует от 123 до 373 г · $м^{-2}$ органического вещества в год (табл. 2). Следует отметить, что наиболее продуктивными оказались микрогруппировки, которые занимают незначительную площадь в сообществе, — ивовая и можжевельниковая. Среди микрогруппировок, где доминируют листопадные кустарники и кустарнички и травянистые многолетники, самая высокая продуктивность отмечена в травяно-кустарничковой и ивовой, так как в них же была и высокая интенсивность

ТАБЛИЦА 1

Общая ассимиляция CO_2 растительным покровом сообществ горной тундры Хибин в течение вегетации

Сообщество, микрогруппировка	Год исследования	Ассимиляция CO_2, г · м$^{-2}$ · год$^{-1}$	«Дыхание почвы», процент от ассимилированной за сезон углекислоты
Воронично-ерниковое			
Травяно-кустарничковая	1988	454	49
	1989	487	15
Лишайниковая	1988	177	44
	1989	200	25
Вороничная	1988	319	35
	1989	496	23
Ерниковая	1988	346	34
	1989	359	14
Ивовая	1988	411	24
	1989	468	22
Можжевельниковая	1989	529	15
Сообщество (с учетом проективного покрытия)	1988	365	42
	1989	415	18
Воронично-лишайниковое			
Арктоусовая	1988	305	25
Лишайниковая	1988	228	34
Толокнянковая	1988	298	24
Мохово-кустарничковая	1988	337	37
Сообщество (с учетом проективного покрытия)	1988	215	33

наблюдаемого фотосинтеза. Наименьшая величина годичной продукции по CO_2-газообмену, так же как и по прямым определениям весовым методом, характерна для лишайниковых микрогруппировок обоих сообществ. В воронично-лишайниковом сообществе все микрогруппировки, кроме лишайниковой, имеют почти одинаковый уровень формирования органического вещества — 211—236 г · м$^{-2}$ в год (табл. 2). Чистая первичная продукция по CO_2-газообмену (с учетом проективного покрытия) оказалась равной: в воронично-ерниковом — 230—290, в воронично-лишайниковом — 150 г · м$^{-2}$ органического вещества в год. Кроме описанного способа мы рассчитали годичную продукцию по среднесезонным значениям наблюдаемого фотосинтеза микрогруппировок (табл. 2). Эти величины можно получить только на основе большого количества (не менее 40—50) дневных определений в течение всей вегетации при различном сочетании внешних условий. Результаты такого подхода дали сопоставимые с приведенными выше величины годичной продукции, что позволяет предположить возможность и такого расчета чистой первичной продукции. Однако критерием достоверности данных, полученных по CO_2-газообмену, могут быть величины годичной продукции, определенные традиционным весовым методом. Поскольку этим методом мы определяли только прирост надземной фитомассы, то для сопоставления его с данными по CO_2-газообмену был рассчитан прирост подземных органов по имеющимся в литературе сведениям для подобных сообществ. Прирост подземных органов в горных кустарничково-лишайниковых тундрах определен в пределах 1—6 % от их фитомассы (Чепурко, 1966а, б; Пугачев, 1984). Нами были сделаны такие допущения: годичная продукция

ТАБЛИЦА 2

Годичная продукция сообществ горной тундры Хибин, определенная по параметрам CO_2-газообмена

Сообщество, микрогруппировка	Год исследования	Годичная продукция, г · м$^{-2}$	
		по экологической температурной кривой CO_2-газообмена	по среднесезонным значениям
Воронично-ерниковое			
Травяно-кустарничковая	1988	274	350
	1989	342	265
Лишайниковая	1988	123	125
	1989	140	87
Вороничная	1988	214	189
	1989	349	235
Ерниковая	1988	240	264
	1989	253	235
Ивовая	1988	285	272
	1989	317	336
Можжевельниковая	1988	—	—
	1989	373	379
Сообщество (с учетом проективного покрытия)	1988	234	261
	1989	291	230
Воронично-лишайниковое			
Арктоусовая	1988	216	171
Лишайниковая	1988	160	119
Толокнянковая	1988	211	160
Мохово-кустарничковая	1988	236	174
Сообщество (с учетом проективного покрытия)	1988	149	113

корней в воронично-ерниковом сообществе — 6 % от фитомассы, в воронично-лишайниковом — 5 %. Эти величины прибавлены к данным по годичной продукции в надземной сфере и, таким образом, примерно оценена общая продукция в изученных сообществах по весовому методу.

Сравнительный анализ величин годичной продукции сообществ горной тундры Хибин, полученных двумя различными методами, показал, что они вполне сопоставимы (рис. 2). Имеющиеся отклонения не превышают величины обычного биологического разброса (до 25 %). Это свидетельствует, во-первых, о возможности проводить исследования для оценки годичной продукции путем определения CO_2-газообмена; во-вторых, косвенно подтверждает расчетные данные оценки годичной продукции корней весовым методом.

Если сопоставить данные по годичной продукции (по CO_2-газообмену) в воронично-ерниковом сообществе за разные годы исследования, то видно, что в 1989 г. уровень накопления органического вещества выше, чем в 1988 г. В соответствии с этим больше и различия между величинами, определенными разными методами. В 1988 г. отмечено большее совпадение результатов различных способов исследования годичной продукции в обоих изученных сообществах. Объяснить это можно, по-видимому, несколькими причинами. Прежде всего следует отметить, что в 1989 г. характер сезонной динамики наблюдаемого фотосинтеза не совпадал с изменениями температуры воздуха в период вегетации — максимум интенсивности фотосинтеза наблюдали во II—III декаде июля (как обычно у северных растений), а максимальные температуры воздуха — в I декаде августа. Расчет фотосинтетической продуктивности с использованием экологической температурной кривой CO_2-газообмена изначально предполагает некоторые допущения: условно принято, что интенсивность наблюдаемого фотосинтеза в течение всего сезона одинакова при одинаковой температуре, т. е. не учтен в полной мере такой важный фактор, как освещенность. Для решения этой проблемы необходимо построение сложной модели, отражающей совокупность воздействия факторов внешней среды. Это предполагается следующим этапом исследований. С другой стороны, заниженная в некоторых случаях оценка годичной продукции весовым методом обусловлена как отсутствием данных по приросту многолетних одревесневших органов в толщину, так в основном и недоучетом прироста подземных органов. В то же время, так как экстраполяция последней величины чаще всего производится на небольшой выборке, надежнее всего учитывать только прирост надземной фитомассы, не внося в определения систематическую ошибку (Митчелл, 1987). Свести эту ошибку к минимуму и получить довольно быстро и просто достоверные данные по приросту такого сложного структурного элемента фитомассы можно только с применением эколого-физиологического подхода. А именно исследованием основных элементов продукционного процесса в естественных условиях существования растений и их сообществ. Использование метода CO_2-газообмена позволяет также выявить причины различий в накоплении органического вещества разными фитоценотическими структурами сообществ. Главное в этом вопросе состоит в интегральности полученных величин годичной продукции, в том, что в них отражено все многообразие влияния внутренних и внешних факторов, определяющих направленность и интенсивность продукционного процесса.

Таким образом, применение CO_2-газообмена для определения чистой первичной продукции, несмотря на некоторые трудности, имеет ряд неоспоримых преимуществ перед традиционным весовым методом: 1) позволяет характеризовать в динамике весь продукционный процесс в его сложной зависимости от изменения внешних факторов, а не только конечный результат; 2) дает возможность раздельно оценивать прибыль углерода за счет фотосинтеза и затраты на дыхание; 3) позволяет проще учитывать прирост таких элементов фитомассы, как многолетние одревесневшие части (в толщину), прирост лишайников, мохообразных и, что особенно важно, корневых систем; 4) имеет высокую производительность, достаточно прост при использовании современной аппаратуры; 5) исключает нарушение или уничтожение растительных сообществ, которое неизбежно при весовом методе исследования, что очень важно при изучении легко уязвимых и трудновосстанавливаемых экосистем Севера.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вознесенский В. Л., Щербатюк А. С. Градуирование углекислотных газоанализаторов // Физиология и биохимия культ. растений. 1982. Т. 14, № 6. С. 600—606. — *Вознесенский В. Л., Заленский О. В., Семихатова О. А.* Методы исследования фотосинтеза и дыхания. М.; Л.: Наука, 1965. 305 с. — *Герасименко Т. В., Швецова В. М.* Основные итоги эколого-физиологических исследований в Арктике // Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и дыхания растений. Л.: Наука, 1989. С. 65—114. — *Добринский Л. Н., Кряжимский Ф. В., Малафеев Ю. М.* Использование оптико-акустических газоанализаторов в биогеоценологических исследованиях // Использование оптико-акустических газоанализаторов в эколого-физиологических исследованиях. Свердловск: Изд-во УНЦ АН СССР, 1978. С. 46—62. — *Добринский Л. Н., Давыдов В. А., Кряжимский Ф. В., Малафеев Ю. М.* Функциональные связи мелких млекопитающих с растительностью в луговых биогеоценозах. М.: Наука, 1983. 160 с. — *Заленский О. В.* Эколого-физиологические аспекты изучения фотосинтеза // XXXVII Тимирязевские чтения. Л.: Наука, 1977. 56 с. — *Локтева Т. Н.* Особенности дыхания растений Хибин: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1986. 17 с. — *Лукьянова Л. М., Локтева Т. Н., Булычева Т. М.* Газообмен и пигментная система растений Кольской Субарктики. Апатиты: Изд-во Кол. фил. АН СССР, 1986. 126 с. — *Манаков К. Н.* Продуктивность и биологический круговорот в тундровых биогеоценозах Кольского полуострова. Л.: Наука, 1972. 147 с. — *Митчелл Р.* Экологические основы сравнительного изучения первичной продукции // Сельскохозяйственные экосистемы. М.: Изд-во ВО Агропромиздат, 1987. С. 21—22. — *Мишкин Б. А.* Флора Хибинских гор, ее анализ и история. М.; Л., Изд-во АН СССР, 1953. 112 с. — *Наумов А. В.* О роли дыхательного газообмена в продуктивности естественных и культурных фитоценозов // Экология. 1978. № 1. С. 19—26. — *Наумов А. В.* Дыхание корневых систем // Бот. журн. 1981. Т. 66, № 8. С. 1099—1113. — *Ничипорович А. А., Строгонова Л. Е., Чмора С. Н., Власова М. П.* Фотосинтетическая деятельность растений в посевах. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 136 с. — *Политова Н. Ю.* Запас фитомассы и некоторые аспекты продукционного процесса в сообществах горной тундры Хибин: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1990. 19 с. — *Пугачев А. А.* Запасы биомассы и элементы биологического круговорота в сообществах пояса горных тундр // Почвенный ярус экосистем горных тундр хр. Б. Анначаг (верховье Колымы). Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1984. С. 134—151. — *Раменская М. Л.* Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л.: Наука, 1983. 215 с. — *Таблицы* восхода и захода солнца, начала и конца гражданских сумерек, времени начала и конца освещенности различной степени. Мурманск: Изд-во Мурм. гидромет. обсерватории, 1966. 35 с. — *Титлянова А. А.* Биологический круговорот углерода в травяных биогеоценозах. Новосибирск: Наука, 1977. 219 с. — *Чепурко Н. Л.* Биологическая продуктивность и потребление минеральных элементов в лесных и тундровых ландшафтах Хибинских гор // Вестн. МГУ. Сер. 5. География. 1966а. № 1. С. 59—66. — *Чепурко Н. Л.* Материалы по изучению круговорота минеральных веществ в кустарничковой тундре Хибинских гор // Вестн. МГУ. Сер. 6. Биология. Почвоведение. 1966б. № 2. С. 116—126. — *Andrews R., Colleman D. S., Ellis I. E., Singh J. S.* Energy flow relationships in a shortgrass prairie ecosystem // Proceeding to the First Intern. Congr. Ecology. Hague, 1974. P. 22—28. — *Billings W. D., Peterson K. M., Shaver G. K., Trent A. W.* Effect of temperature on root growth and respiration in tundra ecosystems at Barrow, Alaska // The Belowground Ecosystems: A Synthesis of Plant Associated Processes. Colorado State Univers. Fort Collins, 1977. P. 71. — *Dennis J. G.* Growth of tundra vegetation in relation to arctic microenvironments at Barrow, Alaska // Ph. D. Thesis. Durcham. N. Carolina: Duke Univers., 1968. 289 p. — *Dennis J. G., Tieszen L. L.* Seasonal course of dry matter and chlorophyll by species of Barrow, Alaska // Proc. 1972 Tundra Biome Symposium. 1972. P. 16—21. — *Johnson P. L., Kelley J. J.* Dynamics of carbon dioxide and productivity in an arctic biosphere // Ecology. 1970. Vol. 51, N 1. P. 73—80. — *Jong E., Schappert H. I. V.* Calculation of soil respiration and activity from CO_2 profiles in the soil // Soil Sci. 1972. Vol. 113, N 5. P. 328—333. — *Kjelvik S., Wielgolaski F. E., Jahren A.* Photosynthesis and respiration of plant studied by field technique at Hardangervidda, Norway // Fennoscandian Tundra Ecosystems. Part 1: Plants and microorganisms. Ecol. stud. 1975. Vol. 16. P. 111—120. — *Kucera C. L., Kirkham D. R.* Soil respiration studies in tallgrass prairie in Missouri // Ecology. 1971. Vol. 52, N 5. P. 912—915. — *Lewis M. C., Callaghan T. V.* Tundra // Vegetation and the atmosphere. 1976. Vol. 2. P. 399—433. — *Mayo J. M., Despain D. G., van Zinderen Bakker Jr. E. M.* CO_2-assimilation studies // Devon Island IBP project high arctic ecosystems. Project rep. 1970 and 1971. Edmonton: Dep. Bot., Univ. Alberta, 1972. P. 217—242. — *Tieszen L. L.* Photosynthesis in relation to primary production // Proc. IV Intern. meeting biol. product. of tundra, Leningrad; Oslo; Stockholm: IBP Tundra Biom Steer. Comm., 1972. P. 52—62. — *Warembourg F. R., Paul E. A.* Seasonal transfers of assimilated ^{14}C in grassland: plant production and turnover, soil and plant respiration // Soil Biol. Biochem. 1977. Vol. 9, N 4. P. 295—301.

Полярно-альпийский
ботанический сад-институт
Кольского научного центра АН СССР,
Кировск, Мурманской обл.

Получено 4 VI 1990.

SUMMARY

The data about annual production of the two plant communities of the mountain tundra were obtained with a traditional gravimetric and an ecological-physiological methods. The possibility of the estimation of the annual production of the communities by the study of the CO_2-gas exchange without disturbing the structure and function of the plant cover has been shown.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.3 : 582.532

© 1991

Э. С. Терехин, С. И. Чубаров

ЭМБРИОЛОГО-КАРПОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ *ALTHENIA FILIFORMIS* (*ZANNICHELLIACEAE*)

E. S. TERYOKHIN, S. I. CHUBAROV. THE EMBRYOLOGICAL AND CARPOLOGICAL INVESTIGATION OF *ALTHENIA FILIFORMIS* (*ZANNICHELLIACEAE*)

Исследование предпринято в связи с необходимостью уточнения таксономического ранга и систематического положения рода *Althenia*. Близкое родство *Althenia* и *Zannichellia* подтверждается рядом общих признаков: сходным строением свисающих одиночных, двупокровных, крассинуцеллятных семязачатков ортотропного типа с характерным S-образным изгибом (оригинальная вариация); гелобиальным типом эндосперма: Caryophyllad-типом эмбриогенеза; специфическими особенностями строения сформированного зародыша; особенностями строения оболочек клеток эндокарпия; сходным анатомическим механизмом вскрывания плодов.

О таксономической самостоятельности рода *Althenia* свидетельствуют следующие специфические признаки: перикарпий ореховидного типа (все его клетки склерифицированы), своеобразное строение мезокарпия, иное строение механизма «заякоривания» плодов.

Эмбриолого-карпологические данные подтверждают точку зрения V. Singh (1965) об объединении *Potamogeton*, *Zannichellia*, *Ruppia*, *Althenia* в одном сем. *Potamogetonaceae*.

Althenia F. Petit — один из наименее изученных родов порядка *Potamogetonales* (в объеме Tomlinson, 1982), включающего водные растения с односемянными плодами. Вид *A. filiformis* F. Petit лишь недавно открыт для флоры СССР Н. Н. Цвелевым (1975) при изучении гербарных материалов из водоемов степной и пустынной зон СССР от бассейна р. Маныч в Ростовской обл. до предгорий Алтая.

Необходимость подробного, в частности эмбриолого-карпологического, изучения *Althenia* обусловливается также и недостаточной разработанностью системы и филогении подкласса *Alismatidae* (*Helobiae*), что отражено в существенно различных взглядах систематиков на эти вопросы (Hutchinson, 1959; Eckardt, 1964; Singh, 1965; Тахтаджян, 1966, 1987; Lakshmanan, 1970; Tomlinson, 1982, и др.).

Как показывают исследования V. Singh (1965), K. Lakshmanan (1970) и данные, используемые систематиками, эмбриологические и карпологические признаки имеют существенное значение для прогресса систематики и филогении водных однодольных растений.

Материал для исследования *A. filiformis* был собран во время экспедиции карпологического отряда Ботанического музея БИН АН СССР в 1985 г. в мелком солоноватом озере в окрестности аэропорта г. Семипалатинска. *A. filiformis* обитает в виде небольших групп растений внутри плотных куртин *Ruppia drepanensis* Tineo, почти сплошь покрывающих дно озера. Материал фиксировали в смеси ФУС (F. A. A.), обезвоживали этанолом и хлороформом и заключали в парафин. Для анатомического и эмбриологического исследования срезы завязи и плода толщиной от 10 до 12 мкм, полученные на ротационном микротоме, окрашивали генциановым фиолетовым с подкраской оранжевым «ж» и заключали в канадский бальзам. В некоторых случаях, требовавших привлечения

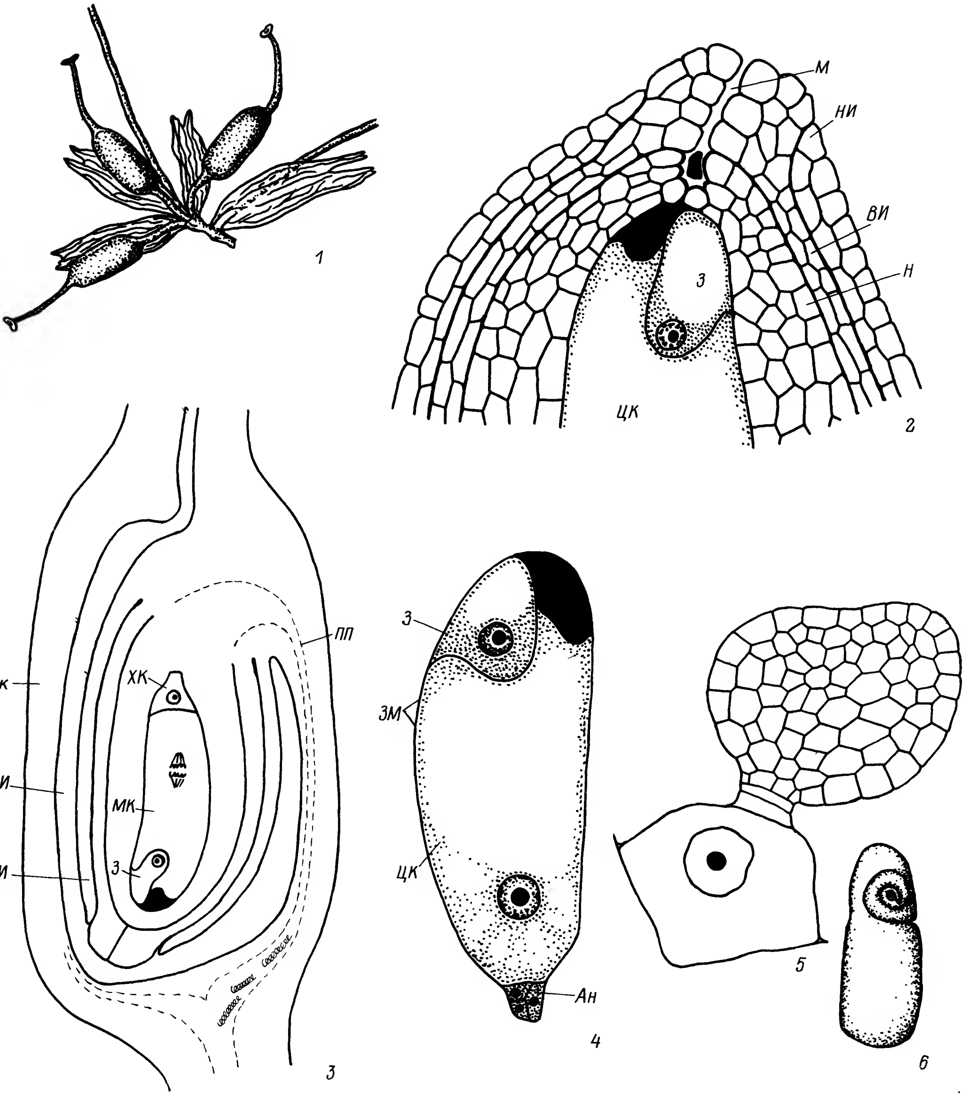


Рис. 1. Строение цветка, семязачатка и зародыша *Althenia filiformis.*

1 — верхушка побега с плодами; *2* — микропилярная область семязачатка (продольный срез); *3* — схема строения семязачатка (продольный срез) на стадии образования гелобиального эндосперма; *4* — зародышевый мешок после оплодотворения (продольный срез); *5* — зародыш с суспензором на стадии инициации семядоли (продольный срез); *6* — зрелый зародыш (внешний вид, схематизировано). *М* — микропиле, *НИ* — наружный интегумент, *ВИ* — внутренний интегумент, *Ан* — антиподы, *З* — зигота, *ЗМ* — зародышевый мешок, *МК* — микропилярная камера эндосперма, *Н* — нуцеллус, *Ок* — околоплодник, *ХК* — халазальная камера эндосперма, *ПП* — проводящий пучок, *ЦК* — центральная клетка зародышевого мешка.

дополнительного материала, из срезов, полученных на замораживающем микротоме, подготавливали временные препараты, окрашенные теми же красителями. Морфологические исследования плодов и зародышей проводили под бинокулярной лупой.

A. filiformis — двудомное, водное (погруженное) растение. Женские цветки трехмерные, с апокарпным гинецеем. Каждая завязь расположена на отдельной цветоножке, с пленковидной брактеей в основании (рис. 1, *1*). Завязь одногнездная, с длинным столбиком и плоско-ворончатым округлым рыльцем.

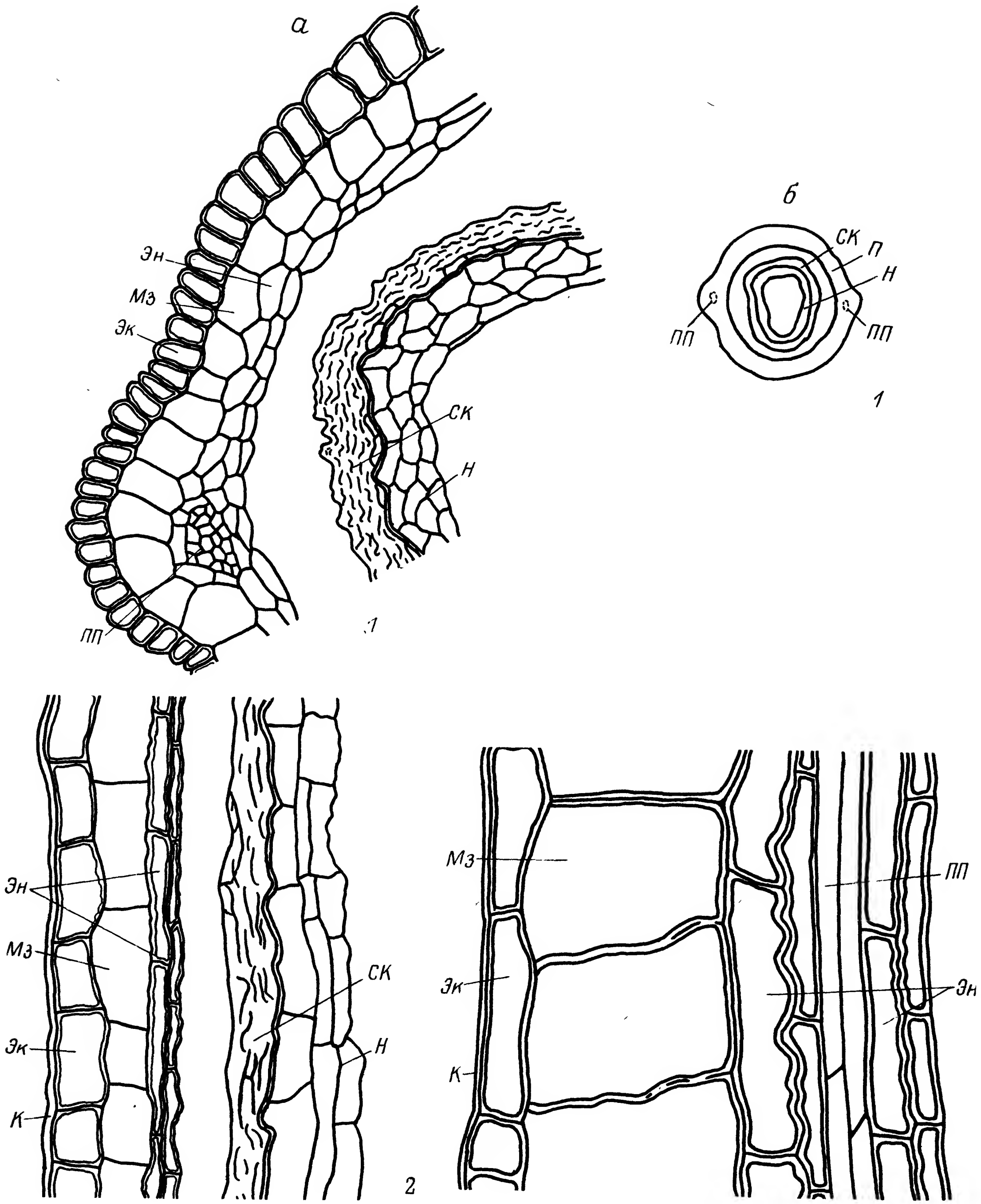


Рис. 2. Развитие и строение перикарпия плода *Althenia filiformis.*

1 — поперечный срез плода на стадии глобулярного зародыша: *а* — фрагмент поперечного среза в области ребра, *б* — схема плода на поперечном срезе; *2—3* — фрагменты продольного среза перикарпия на разных стадиях развития плода; *4* — фрагмент продольного среза перикарпия зрелого плода; *5* — схема поперечного среза зрелого плода; *6* — фрагмент поперечного среза зрелого плода; *7* — зрелый плод с отгнившей эпидермой. *ВП* — воздухоносная полость, *ЗЛ* — зачаток листа, *К* — кутикула, *МЗ* — мезокарпий, *П* — перикарпий, *РТ* — разделительная ткань, *Сд* — семядоля, *СК* — семенная кожура, *Эк* — экзокарпий, *Эн* — эндокарпий. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

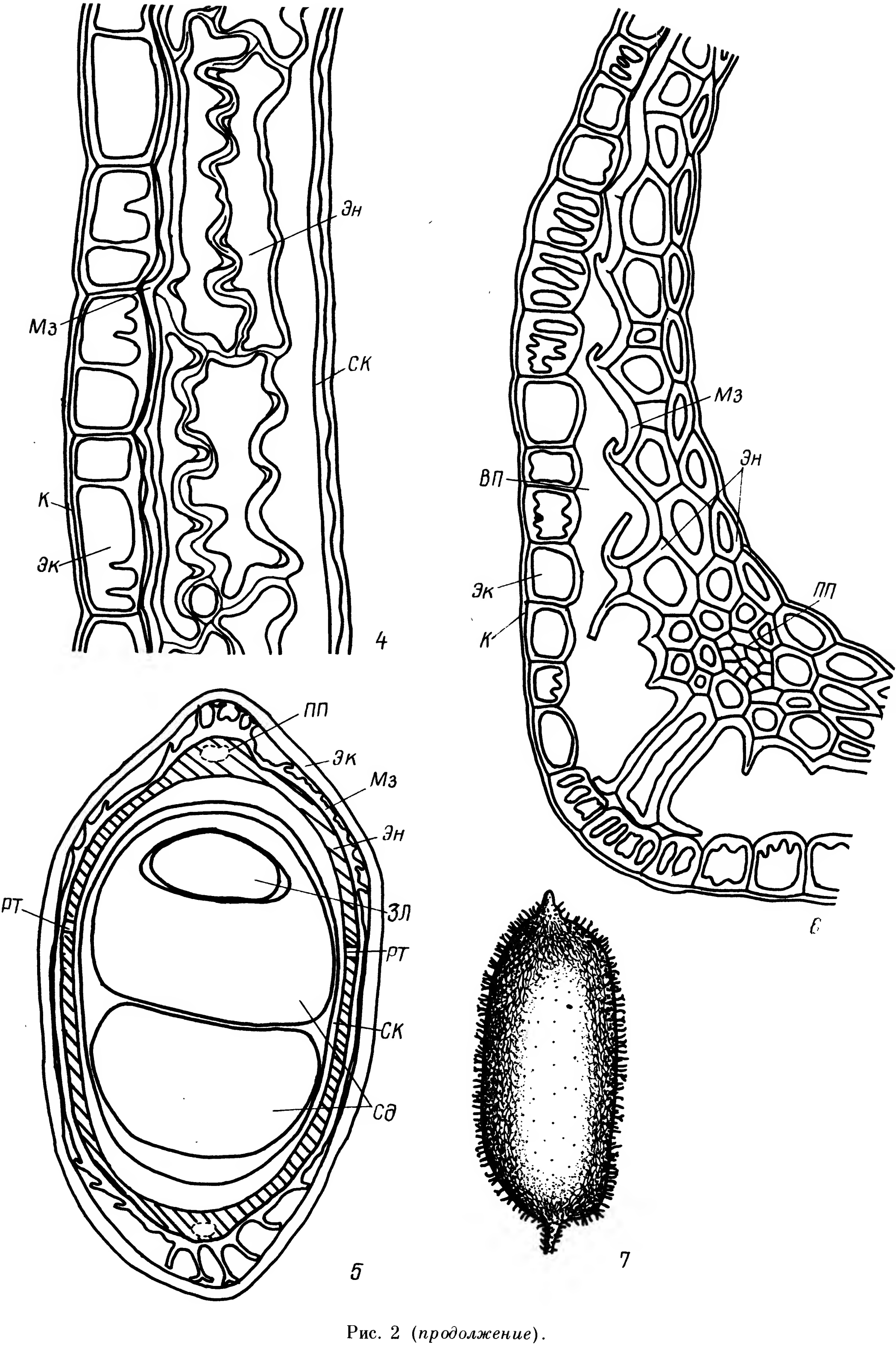


Рис. 2 (*продолжение*).

В завязи располагается один субапикальный, свисающий семязачаток. Семязачатки крассинуцеллятные, с двумя интегументами, каждый из которых состоит из 2 клеточных слоев (внутренний интегумент, образующий микропиле, утолщен до 3—4 слоев). Зародышевый мешок отграничен от вершины нуцеллуса 2—3 слоями париетальной ткани, клетки которой частично разрушаются при проникновении пыльцевой трубки (рис. 1, *2*). Сформированный семязачаток во время оплодотворения и при дальнейшем развитии представлен оригинальной (дорсивентральной) вариацией ортотропного типа (рис. 1, *3*). Линия, условно связующая микропиле и центр плаценто-халазы, представляет собой слабо изогнутую S-образную кривую. В аннотации к описанию сем. *Zannichelliaceae*, в которое входит и *Althenia*, семязачаток этого растения назван анатропным (Lakshmanan, 1970). В тексте же самой статьи он правильно отнесен к ортотропному типу. Тем не менее в более поздней статье P. Miceli, G. Renzoni (1978) описывают семязачаток *A. filiformis* (рисунок не приведен) как анатропный, что противоречит полученным Lakshmanan (1970) и нами (рис. 1, *3*) данным.

Зародышевый мешок моноспорический, Polygonum-типа. Его развитие было впервые подробно описано Miceli и Renzoni (1978), изучившими также у этого вида развитие эндосперма и зародыша. Форма зародышевого мешка *A. filiformis* во время оплодотворения и после него удлиненно-овальная, слабо изогнутая в связи с дорсивентральным строением семязачатка (рис. 1, *4*). Синергиды и антиподы эфемерны. Эндосперм гелобиальный (рис. 1, *4*) и ко времени созревания плода полностью потребляется растущим зародышем. Образования клеток в микропилярной зоне эндосперма нами не обнаружено. Эмбриогенез Caryophyllad-типа.

Развивающийся зародыш с мощным пузыревидным, одноклеточным суспензором (рис. 1, *5*), отделенным от «тела» зародыша переходной зоной («ножкой»). Начальные этапы формирования дорсивентральности в строении развивающегося зародыша связаны с инициацией зачатка семядоли (рис. 1, *5*). Зрелый зародыш *A. filiformis* состоит из массивного гипокотиля, длинной спиральной (правозакрученной) семядоли, почечки, с довольно развитым зачатком первого листа, и слабо дифференцированного апекса зародышевого корня (рис. 1, *6а, б*). Проводящая система представлена проваскулярным тяжем, связывающим апекс зародышевого корня с почечкой; ответвления основного проваскулярного тяжа заходят в семядолю и первый лист.

В процессе развития клетки обоих интегументов семязачатка подвергаются облитерации, причем этот процесс происходит в интегументах быстрее и начинается раньше, чем в периферической зоне нуцеллуса (рис. 2, *1а, б*). Семенная кожура зрелого семени представлена трехслойным пленчатым образованием, состоящим из облитерированных и гомогенизированных остатков интегументов и периферических слоев нуцеллуса и разделяющего их кутикулярного слоя.

Плоды *A. filiformis* удлиненно-овальные, слабо асимметричные, заметно билатерально сжатые (0.6—0.9 мм шир. и 1.6—2.0 мм дл.), с сохраняющимися при них столбиками, примерно равными длине плодов (рис. 1, *1*). В процессе развития форма плодов и строение перикарпия *A. filiformis* претерпевают существенные изменения. На стадии глобулярного зародыша плод имеет округлую (на поперечном срезе) форму с двумя противоположно расположенными выступами, заключающими по одному проводящему пучку (рис. 2, *1б*). Перикарпий на этой стадии развития состоит из 4 клеточных слоев, а в области проводящих пучков из 4—5 слоев (рис. 2, *1а*). Наружная эпидерма перикарпия представлена в это время несколько вытянутыми вдоль длинной оси плода тетрагональными клетками, с овально-выпуклой наружной периклинальной стенкой и слабо утолщенными оболочками. Остальные слои перикарпия представлены паренхимными клетками. Подстилающий эпидерму слой клеток выделяется несколько большими размерами. Клетки перикарпия заполнены крахмалом.

На следующей стадии развития перикарпия наблюдается значительное удлинение вдоль длинной оси плода клеток внутренней эпидермы и примыкающего к ней слоя (рис. 2, *2*). Существенная особенность клеток этих слоев состоит в том, что их постепенно утолщающиеся оболочки начинают волнообразно изгибаться. Этот признак по мере созревания плода постепенно становится все более выраженным и составляет одну из основных характеристик ткани перикарпия зрелого плода (рис. 2, *2, 3, 4*).

Наружные периклинальные стенки клеток эпидермы уплощаются, становится ясно различимым слой наружной кутикулы.

Перикарпий зрелого плода *A. filiformis*, как это отметил еще E. Prillieux (1864), состоит из 3 зон: экзо-, мезо- и эндокарпия (рис. 2, *5*), причем в области проводящего пучка все 3 зоны представлены тканевыми структурами, тогда как в латеральной области плода от клеток мезокарпия остаются лишь лигнифицированные внутренние периклинальные стенки (рис. 2, *5, 6*). Сохраняющиеся оболочки клеток мезокарпия в области проводящих пучков формируют его ребра (рис. 2, *5*). В области ребер и в прилегающих к ним зонах остатки радиальных стенок клеток мезокарпия образуют своеобразные крючковатые структуры, служащие после сгнивания оболочек клеток наружной эпидермы (лишенных лигнина) для заякоривания плодов в процессе диссеминации (рис. 2, *6, 7*). Все слои перикарпия *A. filiformis* состоят из склерифицированных клеток, что позволяет нам отнести плоды этого растения к категории ореховидных плодов. В зрелых плодах, в области их ребер, между наружной эпидермой и остатками мезокарпия образуется воздушная полость, вероятно, способствующая плавучести плодов (рис. 2, *6*). В верхней части плода, вокруг рубчика, образуется дополнительная полость, которая, возможно, служит для ориентации положения плода при его заякоривании (рис. 3, *1*).

В эндокарпии плодов *A. filiformis* имеются специализированные тяжи клеток, образующие разделительную ткань (рис. 3, *2, 3*). Эта ткань служит для вскрывания плодов при прорастании, отграничивая область «клапана», через который проросток выходит из плода. На продольном медианном срезе верхней части плода *A. filiformis* (рис. 3, *2*) видна разделительная ткань, отграничивающая вершину клапана, расположенную в эндокарпии у основания столбика, напротив рубчика. Отсюда разделительная ткань распространяется двумя тяжами (образующими полуовал) вдоль плода. На поперечных срезах зрелого плода видны два локуса (тяжа) разделительной ткани, расположенные напротив друг друга и несколько асимметричные по отношению к очертанию плода в целом (рис. 2, *5*; 3, *3*). Тяжи разделительной ткани представлены в отличие от окружающей ткани эндокарпия мелкими изодиаметрическими клетками, слои которых расположены не черепитчато, а так что границы клеток совпадают (рис. 3, *2, 3, 6*). Такой способ сложения клеточных слоев существенно облегчает их разделение при прорастании.

Обсуждение

Результаты эмбриолого-карпологического изучения *Althenia filiformis* позволяют поставить и обсудить ряд вопросов систематики водных однодольных порядка *Potamogetonales*. Систематики до настоящего времени не пришли к единому мнению относительно таксономического состава порядка *Potamogetonales* и входящих в него семейств, что свидетельствует о недостаточной изученности этой экологически высокоспециализированной группы растений. Согласно P. B. Tomlinson (1982), порядок *Potamogetonales* включает 6 семейств (*Potamogetonaceae*, *Zannichelliaceae*, *Posidoniaceae*, *Cymodoceaceae*, *Zosteraceae* и *Najadaceae*). Сем. *Potamogetonaceae* при этом представлено 2 подсемействами: *Potamogetonoideae* и *Ruppioideae*.

По А. Л. Тахтаджяну (1987), таксономический состав порядка *Potamogetonales* значительно уже и состоит всего из 2 семейств: *Potamogetonaceae* и *Ruppiaceae*. Сем. *Zannichelliaceae* отнесено Тахтаджяном в порядок *Cymodoceales*. Семейства *Najadaceae* и *Zosteraceae* представлены в системе также отдельными порядками. Еще Singh (1965) в результате исследования флоральной морфологии и васкулярной анатомии цветков *Potamogeton* L., *Ruppia* L., *Zannichellia* L. пришел к выводу, что эти роды составляют одно сем. *Potamogetonaceae*.

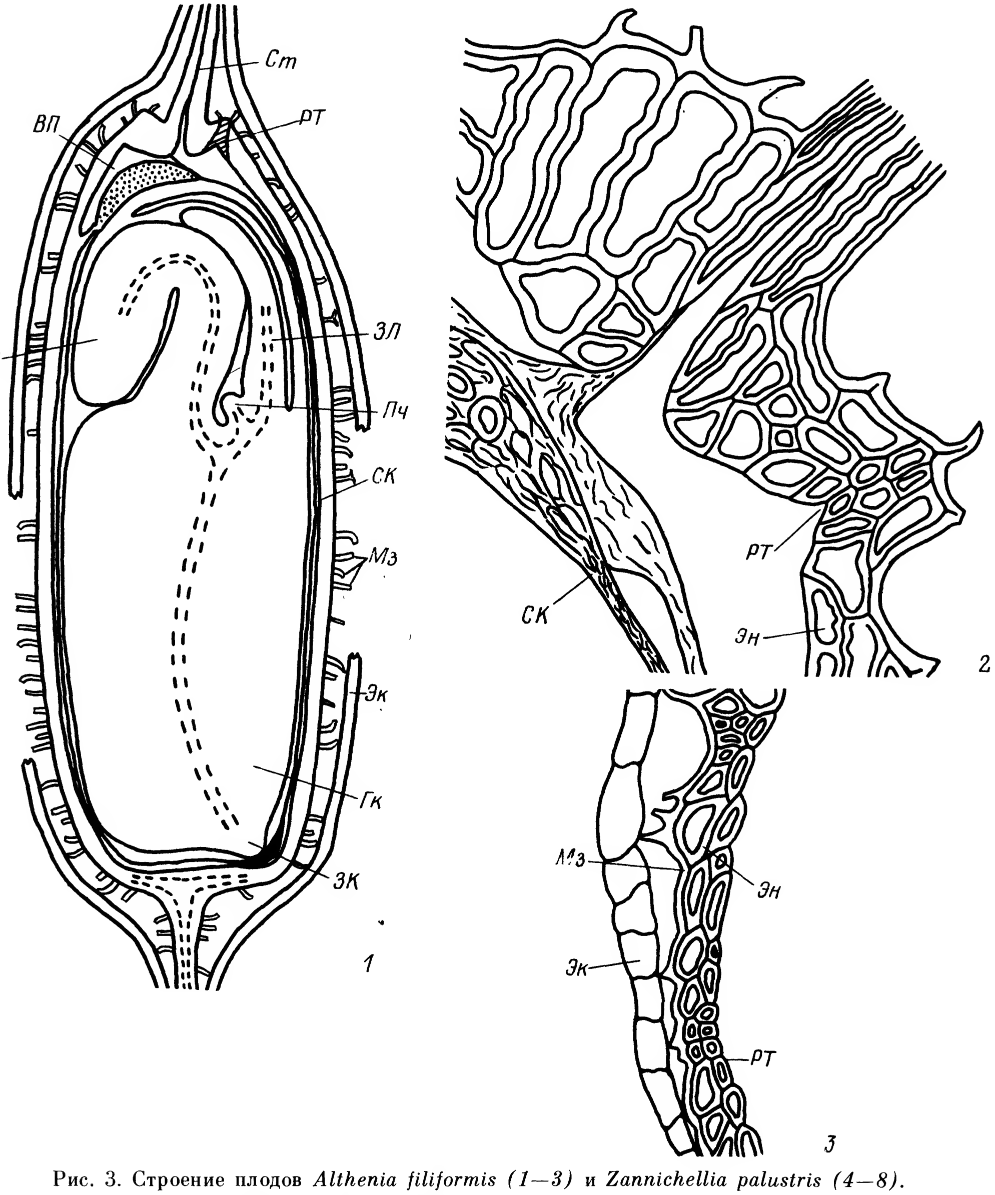


Рис. 3. Строение плодов *Althenia filiformis (1—3)* и *Zannichellia palustris (4—8)*.

1 — продольный медиальный срез плода; *2* — фрагмент продольного среза плода с разделительным тяжем; *3* — фрагмент поперечного среза плода с разделительным тяжем; *4* — продольный медиальный срез плода; *5* — фрагмент продольного среза верхней части плода с разделительным тяжем; *6* — фрагмент поперечного среза плода с разделительным тяжем; *7* — схема поперечного среза плода; *8* — зрелый зародыш (внешний вид, схематизировано). *Гк* — гипокотиль, *ЗК* — зародышевый корень, *Пч* — почечка, *Ст* — столбик. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1, 2.

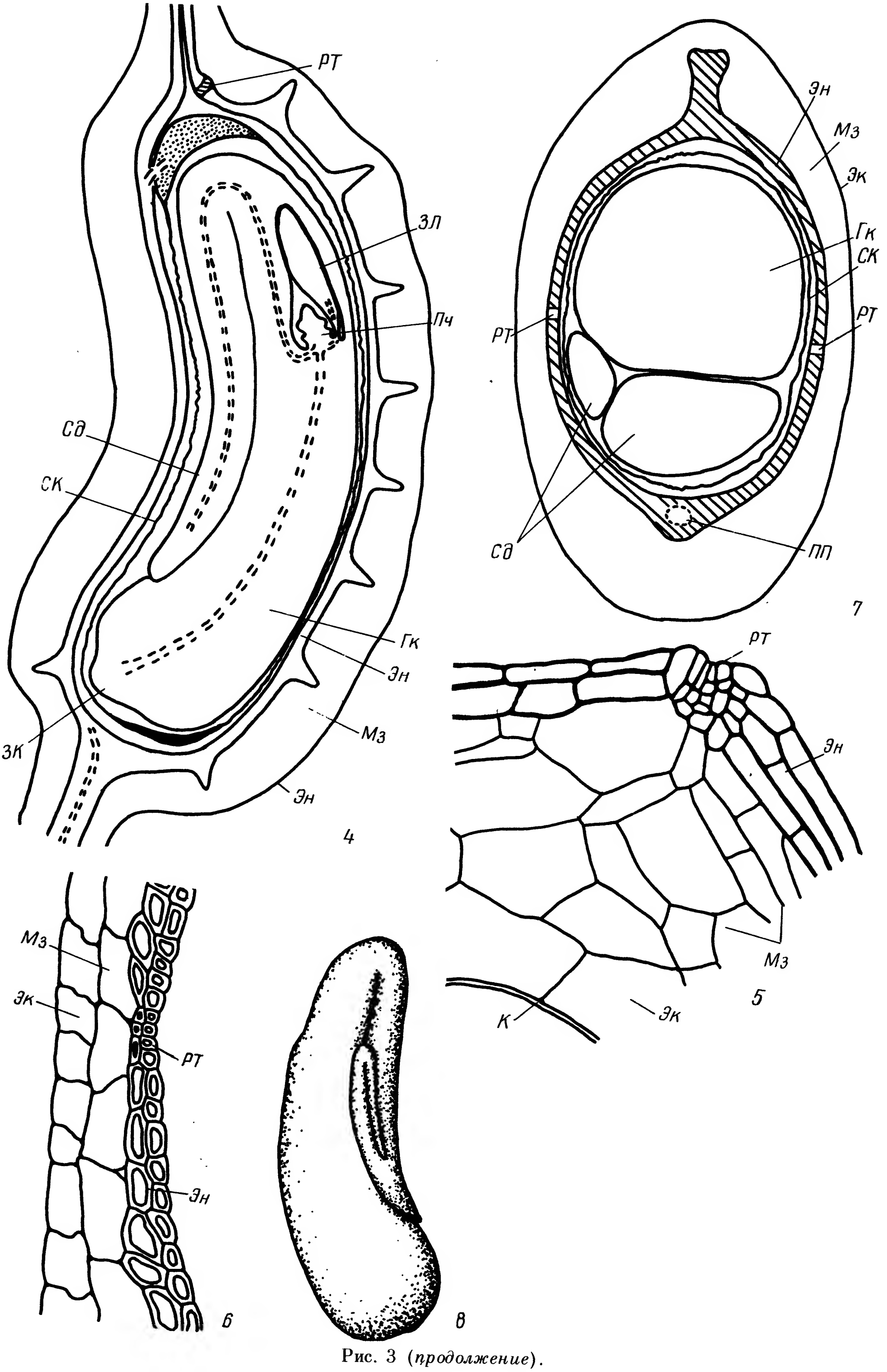


Рис. 3 (*продолжение*).

Учитывая недостаточную изученность этой экологической группы в целом и рода *Althenia* в частности, мы сочли необходимым провести сравнительный эмбриолого-карпологический анализ изученных представителей сем. *Zannichelliaceae* (привлекая имеющиеся в литературе и полученные нами данные по роду *Althenia* и порядку *Potamogetonales*).

Результаты настоящего исследования подтверждают близкое родство родов *Althenia* и *Zannichellia*. *A. filiformis* и *Z. palustris* (Lakshmanan, 1970; Miceli, Renzoni, 1978; Терехин, 1985) сходны не только по строению сформированных эмбриологических структур, но и по характеру их развития. *Althenia* и *Zannichellia* имеют свисающие, одиночные, апотропные семязачатки оригинальной вариации ортотропного типа (линия, связующая микропиле с центром халазы, образует плавную S-образно изогнутую кривую) (рис. 1, *3*). Семязачатки крассинуцеллятные (с 2—3-слойным нуцеллярным колпачком, образованным париетальной тканью), двупокровные (каждый интегумент состоит из 2 клеточных слоев; внутренний интегумент, формирующий микропиле, в этой зоне состоит из 3—5 слоев).

Эндосперм гелобиальный, с одноядерной халазальной гаусторией.

Эмбриогенез Caryophyllad-типа с крупным одноклеточным пузыревидным суспензором; между зародышем и суспензором формируется переходная зона (рис. 1, *5*). Зародыш в зрелых семенах с массивным гипокотилем и своеобразной, спирально закрученной, асимметрично расположенной по отношению к зародышу семядолей (рис. 1, *6*; 3, *1, 4, 5*).

Близкое родство родов *Althenia* и *Zannichellia* подтверждается и совокупностью сходных карпологических признаков: апокарпные плоды, семенная кожура в виде тонкой 3-слойной пленки, утратившей клеточное строение (рис. 2, *5*; 3, *1, 4*); вскрывающиеся плоды, при единой «клапанной» структуре их вскрывания при прорастании сходны в строении и топографии разделительного слоя (рис. 2, *5*; 3, *1—3, 6, 7*). Заметим в этой связи, что, по мнению Tomlinson (1982), разделяемому Тахтаджяном (1987), вскрывающиеся плоды свойственны *Althenia* и *Vleisia* Tomlinson et Posluszny, тогда как у *Zannichellia* и *Lepilaena* Drumm. ex Harv. плоды невскрывающиеся. Нами обнаружены аналогичные механизмы, как отмечено выше, вскрывания плодов у *Althenia* и *Zannichellia*, что подтверждается наблюдениями прорастающих плодов *Z. palustris* L. (результаты наблюдений будут опубликованы в отдельной работе).

Вместе с тем имеется ряд признаков и свойств, подтверждающих родовой ранг *Althenia*. У *A. filiformis* плоды ореховидные (все три зоны перикарпия состоят из склерифицированных клеток), у *Z. palustris* плоды костянковидные — склерифицирован только эндокарпий (Терехин, 1985) (рис. 2, *5, 6*; 3, *1, 4, 6*).

Семядоля зародыша *A. filiformis* плавно спирально закрученная, а почечка представлена эпикотилем с зачатком первого листа (рис. 1, *6*; 3, *1*). У зародыша *Z. palustris* первые витки «спирали» семядоли более или менее коленчато изогнуты (рис. 3, *4, 8*). Сходный общий план строения зародыша и семядоли имеют представители рода *Groenlandia* J. Gay (Tomlinson, 1982) и изученные виды рода *Potamogeton*, у зародышей которых семядоля также имеет тенденцию к спиралевидному закручиванию. Семядоля у зародышей *Ruppia* тоже отогнута.

Все изученные нами представители родов *Potamogeton*, *Ruppia*, *Zannichellia* и *Althenia* имеют сходный «клапанный» анатомический механизм вскрывания плодов при прорастании (Терехин, 1985). Как показывают наши наблюдения за прорастанием *Zannichellia*, включение этого механизма инициируется набухающей семядолей. Мало вероятно, что такое близкое сходство в организации строения плодов, вскрывающего их механизма и зародышей обусловлено лишь экологией (этологией) прорастания, а не их близким родством.

Мы не разделяем представлений Yamashita (1972, 1976) и Li Thi Ba (Li Thi Ba et al., 1973; Li Thi Ba, 1981) о том, что зародышевый корень *Ruppia*, расположенный у основания семядоли, является радикулой (т. е. первичным эмбриональным корнем), а не адвентивным образованием. Данные по эмбриогенезу *Ruppia* (Murbeck, 1902; Li Thi Ba, 1981), равно как и сравнительно-эмбриологические исследования, свидетельствуют о полной редукции радикулы у зародышей *Ruppia*, замещенной в процессе эволюции адвентивным корнем. С учетом общего для этих растений (*Potamogeton, Ruppia, Zannichellia* и *Althenia*) «клапанного» способа вскрывания плодов зародыш *Ruppia* можно рассматривать лишь как структуру, эволюционно более специализированную к этому способу прорастания. В этой связи строение зародыша *Ruppia* не «выпадает» из общего плана строения зародышей у этой группы водных растений.

Как среди представителей *Potamogetonaceae*, так и среди представителей сем. *Zannichelliaceae* встречаются роды с ореховидными плодами (*Groenlandia, Althenia*) и с костянковидными плодами (*Potamogeton, Ruppia, Zannichellia*).

По нашему мнению, специфичность и в то же время общность строения зародышей, а также структурной и функциональной организации плодов являются существенным свидетельством в пользу заключения Singh (1965) о том, что *Althenia, Zannichellia, Ruppia* и *Potamogeton* должны рассматриваться в границах одного сем. *Potamogetonaceae.* Результаты эмбриологических исследований (Lakshmanan, 1970; Терехин, 1985а, б) не противоречат этому заключению.

Выводы

Результаты эмбриологических и карпологических исследований свидетельствуют о родовом статусе *Althenia* и ее близком родстве с *Zannichellia.*

Эмбриологические и карпологические данные подтверждают заключение Singh (1965) об объединении родов *Althenia, Zannichellia, Potamogeton* и *Ruppia* в одном семействе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 611 с. — *Тахтаджян А. Л.* Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с. — *Терехин Э. С.* Семейство *Ruppiaceae* // Сравнительная анатомия семян. Л.: Наука, 1985а. Т. 1. С. 53—55. — *Терехин Э. С.* Семейство *Zannichelliaceae* // Там же. 1985б. С. 55—57. — *Цвелев Н. Н. Althenia* Petit. — новый для флоры СССР род водных растений // Бот. журн. 1975. Т. 60, № 3. С. 389—392. — *Eckardt T.* Monocotyledonae. 1. Reihe. Helobiae. // Syllabus der Pflanzenfamilien. 1964. Bd 2. S. 499—512. — *Hutchinson J.* The families of flowering plants. Monocotyledons. Oxford, 1959. Vol. 2. P. 792. — *Lakshmanan K. K.* Zannichelliaceae // Bull. Indian Nat. Sci. Acad. 1970. N 41. P. 352—353. — *Li Thi Ba.* Embryogenie comparee et phylogenie des *Ranales* et des *Helobiales.* III — Les Helobiales. // Rev. Gen. Bot. Paris. 1981. T. 88. P. 201—252. — *Li Thi Ba, Mesdre J. Ch., Guignard J. L.* Embryogenie des Ruppiacees. Developpement de l'embryon chez le *Ruppia maritima* L. // C. R. Seans. Acad. Sci. Paris, 1973. T. 276, N 5. P. 737—740. — *Miceli P., Renzoni G. C. Althenia filiformis* Petit. subsp. *filiformis (Zannichelliaceae)* analisi morfologica ed embriologica. // Atti Soc. Tosc. Sci. Nat., Mem. 1978. Ser. B. Vol. 85. P. 233—250. — *Murbeck K. S.* Über die Embryologie von *Ruppia rostellata* Koch. // Kongl. Swenska Vet. Akad. Handl. 1902. Bd 36, N 5. S. 1—21. — *Prillieux E.* Recherches sur la vegetation et la structure de la *Althenia filiformis* Petit. // Ann. Sci. Nat. Bot. 1864. Ser. 2. T. 5. P. 169—190. — *Singh V.* Morphological and anatomical studies in *Helobiae.* 11. Vascular anatomy of the flower of *Potamogetonaceae* // Bot. Gaz. 1965. Vol. 126, N 2. P. 137—144. — *Tomlinson P. B.* Anatomy of the monocotyledons — VII. *Helobiae (Alismatidae).* Oxford, 1982. 559 p. — *Yamashita T.* Eigenartige Wurzelanlage des Embryos bei *Ruppia maritima* L. // Beitr. Biol. Pflanzen. 1972. Bd

48. S. 157—170. — *Yamashita T.* Über die Embrio- und Wurzelentwicklung bei *Aponogeton madagascariensis* (Mirbel) van Bruggen // J. Fac. Sci. Univ. Tokyo. 1976. Sect. 111. Bot. 12. P. 37—64.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 6 VII 1988.

УДК 581.162.4 : 572.226.

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 2

О. А. Хведынич, Е. А. Кравец

ОПЛОДОТВОРЕНИЕ СИНЕРГИД У ВИДОВ РОДА *LILIUM* (*LILIACEAE*)

O. A. KHVEDYNICH, E. A. KRAVETS. THE FERTILIZATION OF SYNERGIDS IN THE SPECIES OF THE GENUS *LILIUM* (*LILIACEAE*)

При исследовании процесса оплодотворения у 6 видов лилии: *Lilium henryi, L. regale, L.×willmottiae, L. tigrinum, L. candidum, L.×croceum* и сорта «Bright Star» из группы Орлеанских гибридов (*L.×aurelianense*) (Шиповская и др., 1972) обнаружены случаи оплодотворения синергид. Выявлены различные варианты вхождения одной и двух пыльцевых трубок в зародышевые мешки: через синергиды, а также между стенкой зародышевого мешка и клетками яйцевого аппарата. Предполагается, что наблюдаемые отклонения в процессе оплодотворения связаны со способом врастания пыльцевой трубки в зародышевый мешок и определяются особенностями строения яйцевого аппарата лилии.

Принято считать, что у большинства растений синергиды являются клетками, которые привлекают пыльцевые трубки, способствуют излиянию их содержимого и обеспечивают попадание спермиев в пространство между яйцеклеткой и центральной клеткой (Навашин, 1910; Герасимова-Навашина, 1947, 1957, 1980 и др.). Электронно-микроскопические исследования подтвердили и дополнили эти представления (Schulz, Jensen, 1968; Cass, Jensen, 1970; Mogensen, Suthar, 1979, и др.). Было показано, что пыльцевая трубка врастает в синергиду, которая начинает дегенерировать после опыления (Vazart, 1971; Плиско, 1977а, б, и др.). Синергида, через которую пыльцевая трубка не проходит, сохраняется в течение некоторого, иногда продолжительного времени, вплоть до формирования многоклеточного зародыша.

При обильном опылении дополнительные пыльцевые трубки могут проходить через обе синергиды. Спермии дополнительных пыльцевых трубок в оплодотворении, как правило, не участвуют, а дегенерируют в месте своего попадания. Случаи обнаружения полиспермии крайне редки. Она отмечалась у скерды (Gerassimova, 1933) и ячменя (Хведынич, 1972), в единичных случаях добавочные спермии наблюдались в неразрушенных синергидах: у *Crepis capillaris* (Gerassimova, 1933) и *Sagittaria graminea* (Johri, 1936; цит. по: Магешвари, 1954).

Данная работа посвящена исследованию оплодотворения синергид у лилии.

Материал и методика

Исследовали зародышевые мешки: *Lilium henryi* Bak., *L. regale* Wils, *L.×willmottiae* Wils, *L. tigrinum* Ker. Gaw., *L. candidum* L., *L.×croceum* (L.) Chaix и сорта «Bright Star» через 4—7 суток после опыления. Материал фиксировали по Карнуа и Навашину, обрабатывали по общеизвестной цитологической методике. Толщина срезов — 20—25 мкм. Препараты окрашивали реактивом Шиффа по Фельгену, гематоксилином по Гейденгайну, генцианвиолетом по Ньютону, с подкраской эозином и лихтгрюном, а также пикрино-индигокармином по Аксенову (Паушева, 1974).

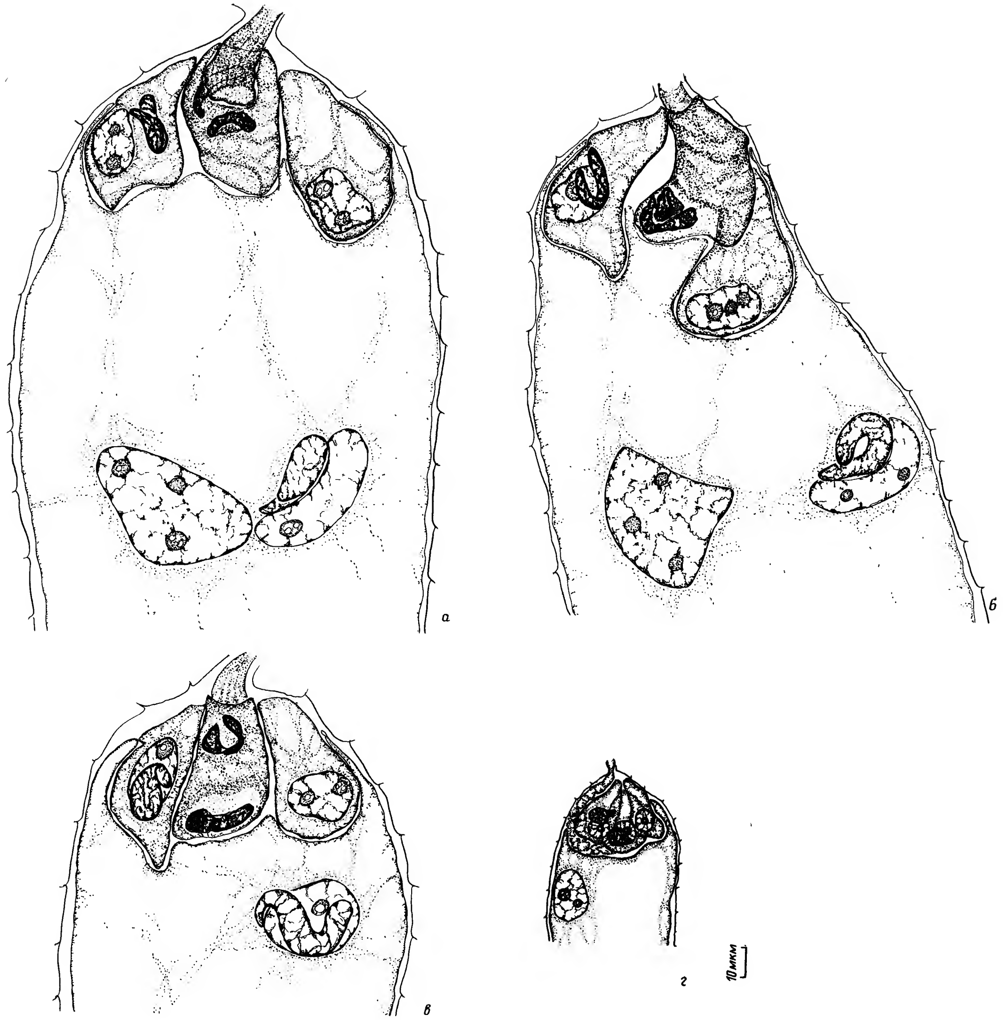


Рис. 1. Оплодотворение у лилии.

а—в — оплодотворение синергиды и центральной клетки у *Lilium regale*, *г* — оплодотворение синергиды и яйцеклетки у *Lilium croceum*.

Результаты и обсуждение

Яйцевой аппарат в зрелом зародышевом мешке исследуемых видов лилии характеризуется более или менее выраженной асимметричностью и лабильностью расположения клеток относительно микропиле. Яйцеклетка в яйцевом аппарате часто занимает латеральное положение. Одна из синергид, верхняя, своим базальным концом обычно непосредственно примыкает к микропиле. Вторая синергида располагается в стороне от микропиле, базальный конец ее граничит со стенкой зародышевого мешка. Проводником пыльцевой трубки служит синергида, находящаяся напротив микропиле. Вторая синергида обнаруживает черты сходства с яйцеклеткой.

Пройдя через синергиду, спермии проникают в яйцеклетку и центральную клетку, в результате чего происходит нормальное двойное оплодотворение (Банникова, Хведынич, 1978). Наряду с этим у всех исследованных видов в ряде

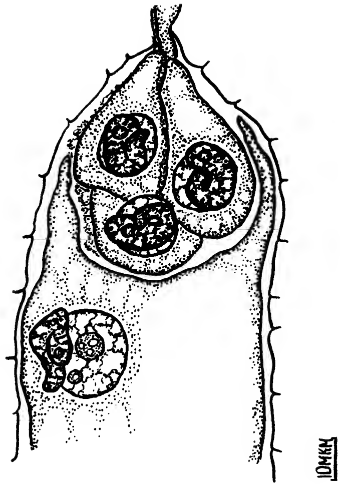


Рис. 2. Оплодотворение синергид, яйцеклетки и центральной клетки у *Lilium candidum.*

случаев процесс двойного оплодотворения нарушался вследствие неправильного расхождения спермиев. Наблюдалось проникновение одного из спермиев в синергиду вместо яйцеклетки, в то время как второй спермий нормально оплодотворял центральную клетку. Ядро спермия, попавшего в синергиду, претерпевало те же последовательные изменения, что и при оплодотворении яйцеклетки: оно приходило в контакт с ядром синергиды (рис. 1, *а, б*), увеличивалось в объеме, хроматин его разрыхлялся (рис. 1, *в*). Яйцеклетка в этих случаях оставалась не оплодотворенной и постепенно дегенерировала.

Более значительные отклонения были связаны с тем, что спермии одной пары оплодотворяли две клетки яйцевого аппарата; яйцеклетку и синергиду (рис. 1, *г*), центральная клетка при этом оставалась не оплодотворенной. Такое расхождение спермиев наблюдалось при вхождении пыльцевой трубки в зародышевый мешок между синергидой и стенкой зародышевого мешка. Обе синергиды при этом не разрушались и одна из них оплодотворялась.

В редких случаях происходило синхронное оплодотворение всех клеток яйцевого аппарата и центральной клетки двумя парами спермиев при одновременном вхождении в зародышевый мешок двух пыльцевых трубок (рис. 2). Обе пыльцевые трубки проникали в зародышевый мешок между его стенкой и клетками яйцевого аппарата, синергиды при этом сохранялись. Поведение ядер спермиев во всех оплодотворяемых клетках было однотипным: они округлялись, хроматин их разрыхлялся, образовывалось ядрышко.

Анализ нарушений процесса двойного оплодотворения показал, что часть из них происходит в результате того, что пыльцевая трубка врастает в зародышевый мешок латерально. Наши исследования выявили различные варианты проникновения пыльцевых трубок в зародышевый мешок. Одна пыльцевая трубка может входить либо в синергиду, либо между стенкой зародышевого мешка и клетками яйцевого аппарата (рис. 3, *а, б*). В случае вхождения двух пыльцевых трубок они могут проникнуть в обе синергиды (рис. 3, *в*) или, минуя их, пройти и вскрыться сбоку от яйцевого аппарата, или одна из пыльцевых трубок может войти в синергиду, а вторая пройти по стенке зародышевого мешка в пространство между яйцеклеткой и центральной клеткой (рис. 3, *г*).

На основании изложенных данных можно предположить, что дальнейшее протекание процесса оплодотворения, а именно расхождение спермиев в женские клетки, обусловлено способом врастания и местом вскрытия пыльцевых трубок, что определяет контакт и слияние спермиев с клетками яйцевого аппарата и центральной клеткой. Такие особенности протекания процесса оплодотворения у лилии указывают на отсутствие избирательности в процессе оплодотворения со стороны спермиев и подтверждают потенциальную способность каждой клетки зародышевого мешка, включая антиподы (Кравец, 1986), к оплодотворению. Спермии практически могут сливаться с любой женской клеткой, независимо от ее положения вдоль продольной оси зародышевого мешка и уровня плоидности.

Исходя из наших и литературных данных можно присоединиться к мнению М. С. Яковлева (1974), что, вероятно, все 8 ядер в зародышевом мешке являются ядрами потенциальных гамет. При переходе зародышевого мешка от ценоцитной стадии к клеточной происходит дифференциация образующихся клеток соответственно их функции, при этом различия между формирующимися

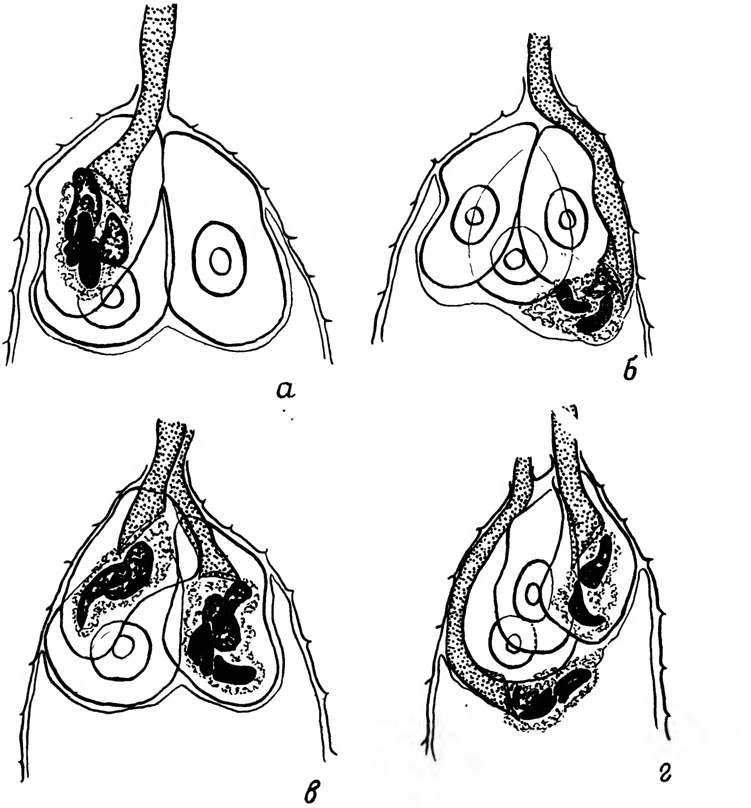


Рис. 3. Схема проникновения пыльцевых трубок в зародышевый мешок лилии.

а — основной пыльцевой трубки через синергиду, *б* — основной пыльцевой трубки между стенкой зародышевого мешка и синергидой, *в* — основной и дополнительной пыльцевых трубок в обе синергиды, *г* — основной и дополнительной пыльцевых трубок в синергиду и между стенкой зародышевого мешка и клетками яйцевого аппарата.

клетками обусловлены неоднородностью ценоцита (Герасимова-Навашина, 1957). Эти различия усугубляются дальше неодинаковым расположением клеток в системе зародышевого мешка. Однако, по-видимому, степень дифференциации клеток в зародышевых мешках разных типов различна. Если в зародышевых мешках одних типов дифференциация клеток приводит к тому, что их функции становятся строго ограниченными, то зародышевым мешкам других типов, в частности Fritillaria-типа и близких ему, свойственна слабая дифференциация их элементов, что влечет за собой морфологическое и функциональное сходство синергид и даже антипод с яйцеклеткой. Что касается зародышевого мешка лилии, то синергиды в нем по состоянию хроматина сходны с яйцеклеткой (Хведынич, 1988), причем наибольшее сходство обнаруживается у синергиды, расположенной в стороне от микропиле. Эта синергида наиболее часто оплодотворяется вместо яйцеклетки. Помимо этого она способна приступать к делению без оплодотворения, образуя гаплоидный зародыш наряду с диплоидным, развивающимся из зиготы.

В заключение следует сказать, что, несмотря на редкость описанных случаев оплодотворения, их не следует рассматривать как что-то уникальное или тем более патологическое. Можно ожидать, что подобные примеры встречаются и у других видов растений, характеризующихся теми же особенностями дифференциации элементов зародышевого мешка, что и лилия.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Банникова В. П., Хведынич О. А. Основы эмбриологии растений. Киев: Наук. думка. 1982. 163 с. — *Герасимова-Навашина Е. Н.* Митотическая гипотеза двойного оплодотворения // Докл. АН СССР. 1947. Т. 57, № 4. С. 395—398. — *Герасимова-Навашина Е. Н.* Оплодотворение как онтогенетический процесс // Бот. журн. 1957. Т. 42, № 11. С. 1654—1672. — *Герасимова-Навашина Е. Н.* О гаметофите и основных чертах развития и функционирования воспроизводящих элементов у покрытосеменных растений // Проблемы ботаники. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. Вып. 3. С. 125—167. — *Герасимова-Навашина Е. Н.* Двойное оплодотворение и митоз // Цитология и генетика. 1980. Т. 6, № 14. С. 69—81. — *Кравец Е. А.* Развитие зародышевого мешка и процесс оплодотворения у представителей рода *Lilium* (Tourn.) L.: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Киев, 1986. — *Магешвари П.* Эмбриология покрытосеменных. М.: Иностр. лит., 1954. 439 с. — *Навашин С. Г.* Подробности об образовании мужских половых ядер у *Lilium martagon* // Зап. Киев. о-ва естествоиспытателей. 1910. Т. 21, № 4. С. 3—28. — *Паушева З. П.* Практикум по цитологии растений. М.: Колос, 1974. 288 с. — *Плиско М. А.* Ультраструктура синергид у *Calendula officinalis* в начальный период их развития (до вхождения пыльцевой трубки в зародышевый мешок) // Бот. журн. 1977а. Т. 62, № 2. С. 161—172. — *Плиско М. А.* Ультраструктура синергид в семязачатках *Calendula officinalis* после вхождения пыльцевой трубки в зародышевый мешок // Бот. журн. 1977б. Т. 62, № 11. С. 1612—1619. — *Хведынич О. А.* Процесс оплодотворения и ранние стадии развития зародыша и эндосперма при отдаленной гибридизации: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Киев, 1972. — *Хведынич О. А.* Функціональний стан ядер жіночого гаметофиту *Lilium regale* Wils. // Укр. ботан. журн. 1988. Т. 45, № 4. С. 50—54. — *Шиповская Е. И., Колокольникова В. И., Матросова Г. В.* Лилии (виды, разновидности и гибридные формы). М.: Изд-во МГУ, 1972. 228 с. — *Яковлев М. С.* Гаметогенез, зародышевый мешок и пыльцевое зерно. К проблеме происхождения *Angiospermae* // Бот. журн. 1974. Т. 59, № 12. С. 1721—1727. — *Gerassimova E. N.* Fertilization in *Crepis capillaris* // La Cellule. 1933. Vol. 2, N 1. P. 103—114. — *Cass D. D., Jensen W. A.* Fertilization in barley // Amer. J. Bot. 1970. Vol. 57, N 1. P. 62—70. — *Mogensen H. L., Suthar H. K.* Ultrastructure of egg apparatus of *Nicotiana tabacum* (*Solanaceae*) before and after fertilization // Bot. Gaz. 1979. Vol. 140, N 2. P. 168—179. — *Schulz S. P., Jensen W. A.* Capsella embryogenesis: the egg, zygote and young embryo // Amer. J. Bot. 1968. Vol. 55, N 7. P. 807—812. — *Vazart J.* Degenerascence d'une synergide et penetration du tube pollinique dans le sac embryonaire de *Linum usitattissimum* L. // Ann. Univ. et ARERS. 1971. Vol. 9, N 1. P. 89—97.

Получено 1 III 1990.

Институт клеточной биологии и
генетической инженерии АН УССР,
Киев.

УДК 582.675.1 : 576.316(470.13)

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 2

А. Н. Лавренко, Н. П. Сердитов

ИССЛЕДОВАНИЕ КАРИОТИПА *RANUNCULUS PALLASII* (*RANUNCULACEAE*)

A. N. LAVRENKO, N. P. SERDITOV. THE INVESTIGATION OF CARYOTYPE IN *RANUNCULUS PALLASII (RANUNCULACEAE)*

В результате кариологического изучения *Ranunculus pallasii* с территории севера Коми АССР установлено число 2n=32. Кариотип вида включает метацентрические, субметацентрические, субакроцентрические и телоцентрические пары хромосом. На основе анализа структуры кариотипа предполагается гибридная природа вида. Одним из родителей *R. pallasii* мог быть *R. lapponicus* (2n=16), сходный с ним морфологически и кариологически.

Ranunculus pallasii Schlecht. представляет собой арктический циркумполярный вид, часто доминирующий в травяном ярусе по сфагновой сплавине прибрежных участков небольших тундровых торфяных озер.

Вид занимает обособленное положение в роде, выделяясь по строению генеративных и отчасти вегетативных органов. Определенное морфологическое и генетическое сходство наблюдается лишь при его сравнении с *R. lapponicus* L. В частности, оба вида имеют одинаковый тип строения плода (орешка).

Генетическую близость указанных видов подтверждают находки редкого триплоидного гибрида (2n=24) между ними в пределах ареала *R. pallasii*, который получил название *R. spitsbergensis* Hadac (Tutin, 1964 : 233; Jalas, 1988).

Таксономическое родство *R. pallasii* и *R. lapponicus*, с одной стороны, и их обособленность от остальных видов — с другой, отмечены многими авторами. Н. П. Овчинников (1937) относит их к секции *Coptidium* (Prantl) Ovcz. в пределах подрода *Auricomus* Spach, а A. Löve и D. Löve (1961) рассматривают их в качестве представителей отдельного рода *Coptidium* Beurl., название которого, однако, не было действительно обнародовано (Черепанов, 1969). Особой точки зрения придерживается L. Benson (1940), который выделяет два монотипных подрода: *Pallasiantha* L. Benson с типом *R. pallasii* и *Coptidium* (Nym.) L. Benson с типом *R. lapponicus* L. Этим автор особо подчеркивает изолированное положение *R. pallasii* в роде. В последнее время Е. В. Малаха (1988) сближает последний вид с представителями *Halerpestes* — таксона, обычно имеющего подродовой или родовой ранг.

Для решения проблем, связанных с систематикой этой группы видов, большое значение могут иметь данные о морфологии хромосом. В связи с этим целью настоящей работы являлось изучение структуры кариотипа *Ranunculus pallasii*.

Материал и методика

Материал для исследования собран в Воркутинском р-не Коми АССР в окрестностях пос. Мульда, где *R. pallasii* образует массовые заросли в прибрежной части оз. Сор по сфагновой сплавине (6 VII 1982; Rn 87).

Для анализа использовали молодые корни взрослых растений в фазе цветения. В пределах популяции исследовали 4 растения.

Предфиксационную обработку проводили 0.05 %-ным водным раствором колхицина в течение 2 ч. В качестве фиксатора применяли ацетоалкоголь (3 : 1). Приготовляли давленые препараты с холодным гидролизом в HCl (1 : 1) в течение 20 мин и окраской по Фельгену.

Анализ постоянных препаратов проводили на микроскопе Amplival. В пределах каждого образца анализировали 10 метафазных пластинок на рисунках, изготовленных с помощью рисовального аппарата.

Для каждого образца на основе статистического анализа морфометрических показателей хромосом выделяли эталонные пластинки, числовые показатели которых наименее отличались от средних параметров, рассчитанных по каждой паре гомологичных хромосом в отдельности. Ранее нами подобным образом проанализирован кариотип *Aconitum septentrionale* Koelle (Лавренко, Сердитов, 1988).

Далее, аналогичным образом на основе четырех эталонных пластинок образцов была выявлена эталонная пластинка для всей популяции. Для характеристики хромосом мы использовали терминологическую систему, предложенную Н. Д. Агаповой и В. Г. Грифом (1982).

Гербарий изученных образцов и цитологические препараты хранятся в Институте биологии Коми научного центра УрО АН СССР.

Результаты и обсуждение

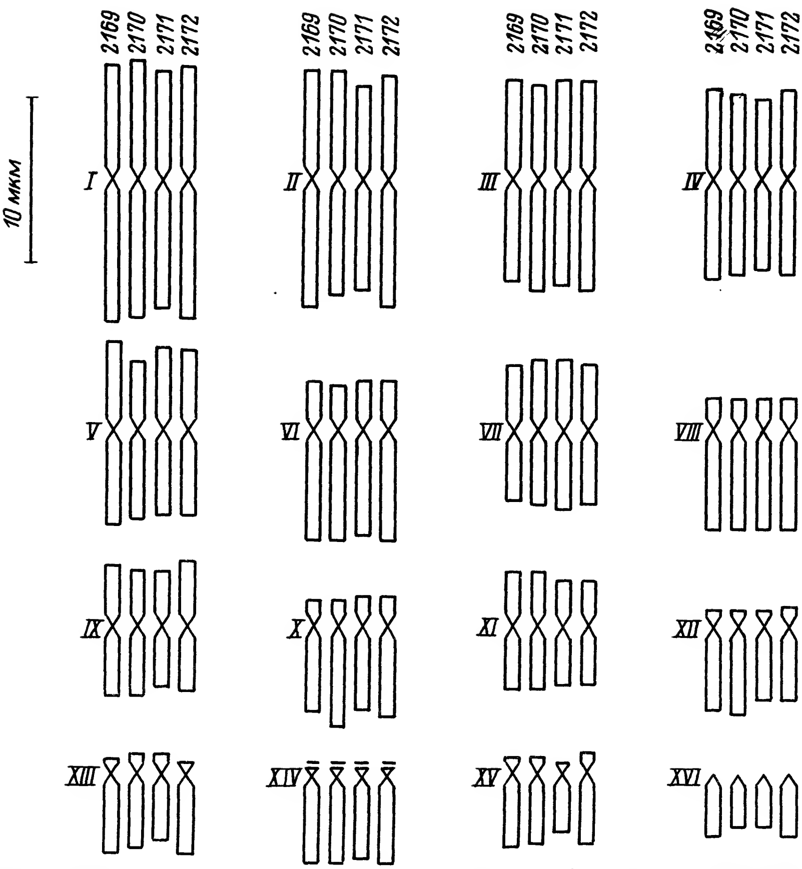
Для всех образцов установлено тетраплоидное число 2n=32. Следует отметить, что такое же число выявлено у *R. pallasii* практически по всему циркумполярному ареалу: на Шпицбергене (Flovik, 1940); на Таймыре близ пос. Сындаско (Крогулевич, Ростовцева, 1984); в низовьях р. Лены у пос. Тикси (Соколовская, Стрелкова, 1960); в северо-восточной Якутии (Жукова и др., 1977); на западной (Жукова, 1967; Жукова, Петровский, 1976, 1977), центральной (Жукова, Тихонова, 1973) и восточной Чукотке (Жукова, 1982); на о-ве Врангеля (Петровский, Жукова, 1981); на Аляске, мысе Бэрроу (Packer, McPherson, 1974) и в долине Ogotoruk Creak (Johnson, Packer, 1968); в Канаде, штат Манитоба (Löve, Löve, 1982). Основываясь на приведенных выше данных, можно сделать вывод о том, что число хромосом 2n=32 является единственным у *R. pallasii*, и вид существует на тетраплоидном кариологическом уровне на протяжении всей области своего распространения.

Морфологические характеристики эталонных метафазных пластинок четырех исследованных образцов приведены в таблице. Эталонной пластинкой популяции является таковая образца № 2172.

Сравнительная характеристика эталонных кариотипов 4 образцов *Ranunculus pallasii*

Хромосомная пара	Эталонные метафазные пластинки				Хромосомная пара	Эталонные метафазные пластинки			
	2169	2170	2171	2172		2169	2170	2171	2172
I	6.97	7.24	6.71	6.97	IX	3.68	**3.16**	3.42	3.82
	8.29	8.16	7.37	8.16		4.21	**4.34**	3.68	3.95
	15.26	15.40	14.08	15.13		7.89	**7.50**	7.10	7.77
	46.0	47.0	48.0	46.0		47.0	**42.0**	48.0	49.0
II	6.45	6.58	5.79	6.32	X	1.45	**1.58**	1.84	1.71
	7.37	6.97	6.58	7.63		5.13	**6.05**	5.13	5.39
	13.82	13.55	12.37	13.95		6.58	**7.63**	6.97	7.10
	47.0	49.0	47.0	45.0		22.0	**21.0**	26.0	24.0
III	5.92	5.66	5.92	6.05	XI	3.42	**3.42**	2.76	2.76
	5.92	6.45	6.32	6.49		3.95	**3.95**	3.68	3.55
	11.84	12.11	12.24	12.54		7.37	**7.37**	6.44	6.31
	50.0	47.0	48.0	48.0		46.0	**46.0**	43.0	44.0
IV	5.53	5.13	4.87	5.39	XII	0.79	**0.92**	0.79	1.32
	6.05	5.79	5.53	5.79		5.13	**5.26**	4.61	4.61
	11.58	10.92	10.40	11.18		5.92	**6.18**	5.40	5.93
	48.0	47.0	47.0	48.0		13.0	**15.0**	15.0	22.0
V	5.26	4.34	5.00	4.87	XIII	0.92	**1.32**	1.32	0.66
	5.79	5.26	5.00	5.13		4.74	**4.47**	3.82	4.74
	11.05	9.60	10.00	10.00		5.66	**5.79**	5.14	5.40
	48.0	45.0	50.0	49.0		17.0	**23.0**	26.0	12.0
VI	3.03	2.76	2.89	2.89	XIVS	0.26	**0.26**	0.26	0.26
	6.45	6.45	6.18	6.71		5.53	**5.53**	5.13	5.53
	9.48	9.21	9.07	9.60		5.79	**5.79**	5.39	5.79
	32.0	30.0	32.0	30.0		4.0	**4.0**	5.0	4.0
VII	3.95	4.08	4.08	3.95	XV	0.79	**0.79**	0.66	1.05
	4.21	4.47	4.87	4.47		4.47	**4.08**	3.68	4.21
	8.16	8.55	8.95	8.42		5.26	4.87	4.34	5.26
	48.0	48.0	46.0	47.0		15.0	16.0	15.0	20.0
VIII	1.84	1.84	1.71	1.84	XVI	*t*	*t*	*t*	*t*
	5.92	6.05	5.92	6.05		3.95	3.42	3.82	3.69
	7.76	7.89	7.63	7.89		3.95	3.42	3.82	3.69
	24.0	23.0	22.0	23.0	*L*	274.74	271.56	258.68	271.92

Примечание. У всех хромосомных пар цифры в первой строке — длина короткого плеча хромосомы, мкм, во второй — длинного плеча, в третьей — общая длина хромосомы, в четвертой — центромерный индекс, %; *S* — хромосома со спутником; *L* — общая длина диплоидного хромосомного набора; *t* — короткое плечо телоцентрической хромосомы.



Сравнительная идиограмма эталонных метафазных пластинок 4 образцов *Ranunculus pallasii.* I—XVI — номера хромосомных пар; 2169—2172 — номера образцов.

Кариотип вида включает 8 метацентрических пар (I—V, VII, IX, XI) хромосом, длины которых образуют постепенно убывающий числовой ряд от 15.40—14.08 мкм у I пары до 7.37—6.31 мкм у XI пары, при этом центромерные индексы в основном сходны: 42.0—50.0 %. По этой причине разделить метацентрики в пределах этого ряда можно в значительной степени условно. Отметим только, что в среднем каждая пара характеризуется своей определенной длиной. VI пара хромосом — субметацентрическая на всех метафазных пластинках (I^c=30.0—32.0 %), X пара у образца № 2171 — субметацентрическая (I^c=26.0 %), а у остальных образцов — субакроцентрическая (I^c=21.1—24.0 %). VIII и XII пары принадлежат к классу субакроцентриков с I^c=22.0—24.0 % и 13.0—22.0 % соответственно. Наибольший диапазон изменчивости степени асимметрии проявляет XIII пара: у образца № 2171 она субметацентрическая (I^c=26.0 %), у образцов №№ 2169—2170 — субакроцентрическая (I^c=17.0—23.0 %), а у образца № 2172 — акроцентрическая (I^c=12.0 %). К классу телоцентриков относится спутничная XIV пара хромосом, у которой длина короткого плеча меньше его ширины. Спутники на коротком плече XIV хромосомы мелкие и наблюдаются практически на всех метафазных пластинках.

XV пара — субакроцентрик (I^c=15.0—20.0 %). У XVI пары хромосом короткое плечо практически отсутствует. Спутник здесь наблюдать не удалось, однако такой морфологический тип у лютиков встречается только у спутничных хромосом (Агапова, 1981).

В целом можно отметить, что удается с определенной степенью достоверности идентифицировать каждую пару хромосом.

На рисунке графически сравниваются длина и характер асимметрии хромосом каждого типа эталонных пластинок всех четырех образцов.

Насколько можно судить по литературным данным, а также по собственным наблюдениям, хромосомы *R. pallasii* — одни из самых крупных в роде. Наряду с морфологическими особенностями это служит подтверждением его таксономической обособленности.

Хромосомный набор рассматриваемого вида наиболее близок морфологически к набору *R. lapponicus* (Лавренко, Сердитов, 1985). Это касается как общего размера хромосом, так и морфологии хромосом-носителей спутников. Видимо, здесь мы наблюдаем не просто поверхностное сходство кариотипов двух видов, а глубоко родственные отношения их хромосомных наборов. Как известно из литературных источников (Хромосомные. . ., 1969; Löve, Löve, 1975), *R. lapponicus* является устойчивым диплоидом (2n=16). Выше уже отмечалась возможность гибридизации последнего с *R. pallasii* с образованием триплоидного таксона (2n=24). По нашему мнению, здесь происходит возвратное скрещивание потомка с одним из родителей, т. е., другими словами, *R. lapponicus* в процессе гибридизации с пока неизвестным диплоидным (2n=16) таксоном дал начало *R. pallasii*. При этом на основе амфиплоидии у потомка возникло число 2n=32.

Окончательное становление амфиплоидного таксона, по-видимому, происходило во время формирования приполярных тундровых ландшафтов.

Учитывая определенное морфологическое сходство *R. pallasii* с представителями рода *Halerpestes* Greene, можно предположить, что вторым родителем рассматриваемого здесь вида может быть один из видов этого рода. Приблизить решение этого вопроса, однако, может лишь сравнительный анализ кариотипов всех упомянутых здесь таксонов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агапова Н. Д. Сравнительно-кариологическое исследование некоторых лютиков европейской части СССР // Бот. журн. 1981. Т. 66, № 4. С. 483—492. — *Агапова Н. Д., Гриф В. Г.* О хромосомной терминологии // Бот. журн. 1982. Т. 67, № 9. С. 1280—1284. — *Жукова П. Г.* Числа хромосом у некоторых видов растений крайнего северо-востока СССР. II // Бот. журн. 1967. Т. 52, № 7. С. 983—987. — *Жукова П. Г.* Числа хромосом некоторых видов растений северо-востока Азии // Бот. журн. 1982. Т. 67, № 3. С. 360—365. — *Жукова П. Г., Петровский В. В.* Хромосомные числа некоторых видов растений западной Чукотки. II // Бот. журн. 1976. Т. 61, № 7. С. 963—969. — *Жукова П. Г., Петровский В. В.* Хромосомные числа некоторых видов растений западной Чукотки. III // Бот. журн. 1977. Т. 62, № 8. С. 1215—1223. — *Жукова П. Г., Тихонова А. Д.* Хромосомные числа некоторых видов растений Чукотки. II // Бот. журн. 1973. Т. 58, № 3. С. 395—402. — *Жукова П. Г., Коробков А. А., Тихонова А. Д.* Хромосомные числа некоторых видов растений востока арктической Якутии // Бот. журн. 1977. Т. 62, № 2. С. 229—234. — *Крогулевич Р. Е., Ростовцева Т. С.* Хромосомные числа цветковых растений Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1984. 286 с. — *Лавренко А. Н., Сердитов Н. П.* Кариосистематическое исследование представителей семейств *Ranunculaceae* и *Paeoniaceae* на северо-востоке европейской части СССР // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 10. С. 1346—1354. — *Лавренко А. Н., Сердитов Н. П.* Кариотип *Aconitum septentrionale* (*Ranunculaceae*) на северо-востоке европейской части СССР // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 3. С. 376—382. — *Малаха Е. В.* Использование признаков тычинок и плодов в таксономии рода *Ranunculus* (на примере видов флоры советского Дальнего Востока) // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 12. С. 1712—1722. — *Овчинников П. Н.* Род *Ranunculus* L. // Флора СССР. Т. 7. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937. С. 351—509. — *Петровский В. В., Жукова П. Г.* Хромосомные числа и таксономия некоторых видов растений острова Врангеля // Бот. журн. 1981. Т. 66, № 3. С. 380—387. — *Соколовская А. П., Стрелкова О. С.* Географическое распространение полиплоидных видов растений в евразиатской Арктике // Бот. журн. 1960. Т. 45, № 3. С. 369—381. — *Хромосомные* числа цветковых растений / Ред.

Ан. А. Федоров. Л.: Наука, 1969. 927 с. — *Черепанов С. К.* Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (тт. I—XXX). Л.: Наука, 1969. 668 с. — *Benson L.* The North American subdivisions of *Ranunculus* // Amer. J. Bot. 1940. Vol. 27, N 9. P. 799—807. — *Flovik K.* Chromosome numbers and polyploidy within the flora of Spitzbergen // Hereditas. 1940. Vol. 26, N 3—4. P. 430—440. — *Jalas J.* Atlas Florae Europaeae notes. 9—11. *Ranunculaceae* // Ann. Bot. Fennici. 1988. Vol. 25. P. 295—299. — *Johnson A. W., Packer J. G.* Chromosome numbers in the flora of Ogotoruk Creek, N. W. Alaska // Bot. Not. (Lund). 1968. Vol. 121, N 3. P. 403—456. — *Löve A., Löve D.* Some nomenclatural changes in the European flora. I. Species and supraspecific categories // Bot. Not. (Lund). 1961. Vol. 114, N 1. P. 33—47. — *Löve A., Löve D.* Cytotaxonomical atlas of the Arctic Flora. Vaduz: J. Cramer, 1975. 598 p. — *Löve A., Löve D.* IOPB chromosome number reports LXXIV // Taxon. 1982. Vol. 31, N 1. P. 119—128, — *Packer J. G., McPherson G. D.* Chromosome numbers in some vascular plants from northern Alaska // Can. J. Bot. 1974. Vol. 52. P. 1095—1099. — *Tutin T. G. Ranunculus* L. subgenus *Ranunculus* // Flora Europaea. Vol. 1. Cambridge : Cambridge University Press, 1964. P. 223—237.

Институт биологии
Коми НЦ УрО АН СССР,
Сыктывкар.

Получено 25 VIII 1989.

УДК 582.893.6

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 2

В. С. Шнеер, Г. П. Борщенко, М. Г. Пименов, М. В. Леонов

СЕРОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ОТНОШЕНИЙ МЕЖДУ НЕКОТОРЫМИ РОДАМИ ПОДСЕМЕЙСТВА *APIOIDEAE* (*APIACEAE*)

V. S. SCHNEYER, G. P. BORSHCHENKO, M. G. PIMENOV, M. V. LEONOV.

THE SEROLOGICAL INVESTIGATION OF INTERGENERIC RELATIONSHIPS IN THE SUBFAMILY *APIOIDEAE* (*APIACEAE*)

Серологическому сравнению подвергнуты запасные водосолерастворимые белки семян видов из 27 родов подсемейства *Apioideae*, представляющих разные трибы. Результаты, полученные с помощью истощенных антисывороток и анализа «шпор» в реакциях иммунодиффузии, частично подтверждают таксономические связи, отраженные в системах Drude и Козо-Полянского (*Turgenia—Caucalis*, *Angelica—Agasyllis*, *Pleurospermum—Physospermum*, *Myrrhis—Chaerophyllum*, *Ferula—Dorema* и др.). Некоторые результаты выявляют связи, ранее ни в каких системах не установленные, в частности между родом *Prangos* и родами *Ferulago*, *Angelica*, *Agasyllis*. Получены также результаты, подтверждающие показанное ранее несовершенство существующих классификаций (например, состава трибы *Smyrnieae* s. l.) и выявляющие среди изученных кампилоспермных зонтичных наличие нескольких групп.

В систематике *Apiaceae* продолжает существовать много нерешенных проблем, касающихся объема и относительной близости—отдаленности таксонов. Пересмотр сложившихся представлений о таксономическом положении и связях тех или иных зонтичных — обычное явление в систематике семейства сегодня. Для тех, кто непосредственно не занимается данной группой, результаты этой работы обычно сводятся к досадной необходимости менять привычные названия из-за перенесения видов из одного рода в другой или описания новых родов и создания необходимых в этих случаях новых номенклатурных комбинаций. В тени остаются проблемы надродовой классификации зонтичных, совершенно аналогичные проблемам родового ранга, но не связанные с номенклатурой видов.

Со времен создания широко известной системы Drude (1898) ей не было предложено ни одной удовлетворительной альтернативы, несмотря на то, что эту систему немало и часто обоснованно критиковали. Особенно настойчивым критиком этой системы был Б. М. Козо-Полянский, предложивший свою систему зонтичных (Koso-Poljansky, 1915), охватывающую главным образом роды Старого Света. Эта система, содержащая ряд очень удачных догадок о близости некоторых таксонов семейства, оказалась, однако, еще менее естественной, чем система Drude, несмотря на провозглашение ее автором «филогенетической». Система Drude принята с небольшими вариациями за основу при обработке семейства во «Флоре СССР» (1950—1951) и недавно вышедшей «Flora Iranica» (1987), система Козо-Полянского, насколько нам известно, из крупных изданий принята только во «Флоре Западной Сибири» (Крылов, 1935).

Система Drude и особенно система Козо-Полянского построены преимущественно на карпологических критериях, естественно, в том их понимании, которое сложилось к концу XIX—началу XX вв. Эти критерии и сейчас признаются ведущими в систематике семейства, для представителей которого характерно огромное разнообразие структуры плода, особенно карпоанатомии. В то же время очевидно, что многие признаки плода имеют определенное адаптивное значение, и явления конвергенции и параллелизма проявляются и в эволюции плодов зонтичных. В ряде случаев использование в систематике семейства широкого круга других признаков приводит к существенным коррективам представлений, сложившихся только на карпологической основе. Кроме того, для огромного числа таксонов зонтичных (видов и даже родов) удовлетворительных современных описаний структуры плода просто не существует. Все это заставляет наряду с продолжением карпоанатомических исследований зонтичных искать иные критерии, пригодные в систематике семейства.

Для каждого таксономического признака, как известно, обычно можно указать оптимальный таксономический ранг, на уровне которого он наиболее эффективен. Несмотря на ряд исключений, это относится и к молекулярным признакам, которые находят все более широкое применение в систематике зонтичных, как и многих других крупных семейств цветковых растений. Например, особенности изоферментных спектров хорошо маркируют различия генотипов и близких внутривидовых таксонов, максимум близких видов в пределах естественного рода, а особенности нуклеотидных последовательностей рибосомных РНК успешно применяются для решения самых общих вопросов эволюции органического мира.

Иммунохимический метод сравнения белков достаточно хорошо работает на уровне таксонов среднего ранга — порядок, семейство, триба, группа родов, крупный полиморфный род (см. обзор: Шнеер, 1988). В систематике сем. *Apiaceae* остро стоят проблемы выяснения взаимоотношений крупных субтаксонов, и в начале 70-х годов американскими исследователями была предпринята попытка использовать серологические методы для их решения (Pickering, Fairbrothers, 1970, 1971). Было показано серологическое различие трех подсемейств, выделяемых в системе Drude, а также ряда родов, относящихся к разным трибам, однако продолжено это исследование не было. Так как предметом наиболее существенных расхождений являются взаимоотношения родов и триб внутри самого крупного подсемейства *Apioideae*, в частности они совершенно по-разному трактуются в двух указанных выше системах, мы поставили задачей оценить эти отношения на основе серологического сходства белков семян.

Материалы и методы

Семена для исследования были взяты из карпологической коллекции Ботанического сада МГУ, где хранятся их контрольные образцы. Семена собраны или непосредственно в природе, или от растений, произрастающих на участке систематики зонтичных Ботанического сада МГУ, которые, в свою очередь, происходят из мест их естественного произрастания; только отдельные виды были получены по обмену из других ботанических садов, репродуцированы на указанном участке и идентифицированы по выращенным растениям. Большая часть таких растений документирована соответствующим гербарием.

Были исследованы белки следующих видов[1]: *Agasyllis latifolia* (Bieb.) Boiss., *Angelica brevicaulis* (Rupr.) B. Fedtsch., *A. genuflexa* Nutt. ex Torr. et Gray [2], *Astrantia biebersteinii* Trautv. [2], *A. maxima* Pall., *Bifora radians* Bieb., *Bilacunaria microcarpa* (Bieb.) M. Pimen. et V. Tichomirov, *Caucalis microcarpa* Hook., *Chaerophyllum aureum* L., *Conium maculatum* L., *Dorema aitchisonii* Korov., *Eremodaucus lehmannii* Bunge, *Eryngium giganteum* Bieb., *Ferula foetidissima* Regel et Schmalh., *F. kelleri* K.-Pol. [2], *Ferulago setifolia* C. Koch, *Heptaptera crenata* (Fenzl) Tutin, *Heracleum leskovii* Grossh., *Molopospermum cicutarium* DC., *Myrris odorata* (L.) Scop. [2], *Pastinaca armena* Fisch. et Mey., *Peucedanum caucasicum* (Bieb.) C. Koch, *Physospermum cornubiense* (L.) DC [2], *Pleurospermum uralense* Hoffm., *Prangos ferulacea* (L.) Lindl. [4]. *P. odontalgica* (Pall.) Herrnst. et Heyn, *P. pabularia* Lindl., *Selinum carvifolia* (L.) L., *Smyrniopsis aucheri* Boiss., *Tetrataenium olgae* (Regel et Schmalh.) Manden., *Turgenia latifolia* (L.) Hoffm. [1], *Zosima korovinii* M. Pimen.

Всего были исследованы белки семян видов, относящихся к 27 родам. На данном этапе основное внимание при сопоставлениях уделено уровню рода, тем более что во многих работах по другим семействам показано, что конгенеричные таксоны обычно идентичны или очень близки с точки зрения иммунохимического сходства запасных белков семян (Jensen, Grumpe, 1983, и др.). Расположение изученных нами родов в системах Drude и Козо-Полянского приведено в табл. 1.

После очистки от перикарпа семена измельчали в шаровой мельнице, обезжиривали охлажденным ацетоном и хранили в вакуум-эксикаторе в холо-

ТАБЛИЦА 1

Расположение исследованных родов в системах

Drude (1897—1898)	Род	Koso-Poljansky (1915)
	Ligusticoideae	
Saniculoideae—Saniculeae	*Astrantia*	*Cyclocrystallinae—Saniculeae*
	Eryngium	
Apioideae—Scandicineae—Scandicinae	*Chaerophyllum*	*Pachystereomae—Scandiceae—Scandicinae*
	Myrrhis	*Endotaenieae—Crythmeae—Crythminae*
	Molopospermum	*Exomestomae—Ligusticeae—Bupleurinae*
Apioideae—Scandicineae—Caucalinae	*Caucalis*	*Pachystereomae—Caucalinae*
	Turgenia	
Apioideae—Coriandreae	*Bifora*	*Pachystereomae—Scandiceae—Coriandrinae*
Apioideae—Smyrnieae	*Smyrniopsis*	*Endotaenieae—Crythmeae—Crythminae*
	Physospermum	*Pachystereomae—Scandiceae—Scandicinae*
	Conium	*Endotaenieae—Crythmeae—Smyrnieae*
	Pleurospermum	*Gymnomestomae—Peucedaneae*
	Eremodaucus	*Gymnomestomae—Peucedaneae*
	Bilacunaria	*Endotaenieae—Crythmeae—Hippomarathreae*
	Prangos	*Endotaenieae—Crythmeae—Smyrnieae*
	Heptaptera	*Endotaenieae—Crythmeae—Crythminae*
Apioideae—Ammineae—Seselinae	*Selinum*	*Exomestomae—Ligusticeae—Ligusticinae*
Apioideae—Peucedaneae—Angelicinae	*Angelica*	*Gymnomestomae—Peucedaneae*
	Agasyllis	*Endotaenieae—Crythmeae—Archangelicinae*
Apioideae—Peucedaneae—Ferulinae	*Ferula*	*Exomestomae—Pastinaceae—Pastinacinae*
	Ferulago	*Gymnomestomae—Peucedaneae*
	Dorema	*Exomestomae—Pastinaceae—Doreminae*
	Peucedanum	*Gymnomestomae—Peucedaneae*
Apioideae—Peucedaneae—Tordylinae	*Heracleum*	*Exomestomae—Pastinaceae—Pastinacinae*
	Pastinaca	
	Zosima	

Примечание. Роды расположены в порядке системы Drude; против названия каждого рода справа указано его положение в системе Козо-Полянского.

---

[1] Разрядкой выделены реперные виды, на белки которых получены антисыворотки; в квадратных скобках указано число кроликов, от которых получены АС.

дильнике. Водосолерастворимые белки экстрагировали забуференным физиологическим раствором pH 7.0 (1 мл экстрагента на 100 мг муки) в течение 18 ч на холоде. Схема иммунизации кроликов для получения антисывороток описана ранее (Шнеер, 1983). Антисыворотки (АС) хранили замороженными в ампулах при —10 °С или в лиофиллизированном состоянии.

Иммуноэлектрофорез (Škvařil, 1961) и иммунодиффузию проводили в агарозно-крахмальном геле, используя растворы белка концентрацией около 15 мг/мл. Все варианты опытов ставили в 2—3 повторностях. Применено два способа сравнения поведения белков в реакциях иммунодиффузии — анализ «шпор», образующихся между линиями преципитации белков в соседних лунках и использование истощенных АС (подробнее об этих методах см.: Шнеер, 1988).

С целью изучения образования «шпор» мы поставили реакции со всеми АС так, чтобы были обеспечены все попарные сочетания белков. Несмотря на то что анализ «шпор» применяется уже давно, общепринятого метода обработки данных пока нет, хотя было предложено несколько различных способов (Cristofolini, Feoli-Chiapella, 1977; Jensen, Buttner, 1981; Bergner, Jensen, 1989). В данной работе мы ограничились дескриптивным способом представления данных — расположили все роды в ряды так, что белки помещенных слева родов дают «шпору» в направлении белков всех родов, помещенных справа от них; роды, белки которых дают слияние линий или перекрест, располагаются в одной группе. Таким образом, чем выше серологическое сходство белка какого-либо рода с белком реперного рода, тем ближе он к нему расположен в соответствующем ряду. Принадлежность родов к одной группе (столбцу) не означает их близость друг к другу, а только примерно равную удаленность от реперного рода по рассматриваемому признаку.

Для истощения АС к аликвоте добавляли муку из такого расчета, чтобы на 0.1 мл сыворотки приходилось 1—1.5 мг белка, инкубировали 3 ч при 37 °С и в течение ночи при 4 °С, центрифугировали 30 мин при 4 тыс. об/мин и отбирали надосадочную жидкость. С истощенными АС проводили реакции иммунодиффузии в линейной постановке. Обработку результатов проводили по методу R. N. Lester (1979), где в качестве меры сходства белков используется специальный показатель — средний коэффициент абсорбционного сходства S. abs. mean, учитывающий как способность белка истощать АС, так и его способность реагировать с истощенными АС. Способ вычисления S abs. mean, включающий предварительное вычисление ряда промежуточных коэффициентов (S no. pos., S ppt. pos., S abs. neg.), описан нами ранее (Шнеер, 1990). Коэффициенты рассчитываются по каждой АС отдельно, для чего данные, полученные с нею, сводятся в отдельную таблицу.

На основе вычисленных S abs. mean мы, как и многие другие авторы, стремились построить наглядные фенограммы. При этом обратили внимание на следующее. Авторы, использующие этот метод обработки данных, строят фенограммы в два этапа. Сначала вычисляют S abs. mean попарно для всех реперных видов и только на их основе строят фенограмму (обычно методом средней связи или UPGMA). Затем остальные виды (не реперы) каждый в отдельности включают в фенограмму по методу «ближайшего соседа», что вполне корректно, только если вновь включаемый вид оказывается самым близким к одному из реперных. Если же он удален от любого из них более чем эти реперы между собой, уровень включения в принципе должен определяться всей совокупностью коэффициентов сходства вновь включаемого вида и членов уже образовавшегося кластера. Таким образом, построение фенограммы так, как это делают, например F. P. Petersen и D. E. Fairbrothers (1985), в лучшем случае можно назвать прагматическим (термин, который Lester с соавторами (1983) широко используют, описывая операции, необходимые для вычисления S abs. mean). Мы полагаем, что в этом случае недостатки метода построения фенограмм могут быть преодолены только при такой организации опытов, когда белки всех сравниваемых таксонов будут использоваться для получения АС. При большом числе таксонов это становится нереальным. Надо, следовательно, использовать ту информацию об отношениях нереперных видов, которая содержится в различиях их реакций с АС реперных видов, т. е. получить оценку различия (расстояние) между парами нереперных видов как сумму (арифметическую или алгебраическую) различий их реакций с истощенными АС. При наличии такой полной матрицы серологических различий таксонов получить фенограмму или сделать обработку данных методом главных компонент можно стандартными способами. В нашем случае построение фенограмм выполнено двумя различными методами — методом средней связи и методом Уорда. Эти методы кластеризации отличаются способом вычисления расстояний между кластерами; в первом оно определяется как среднее арифметическое всевозможных попарных расстояний между объектами, входящими в объединяемые кластеры, во втором — таким способом, который на каждом шаге ведет к минимальному увеличению внутригрупповой дисперсии (Sneath, Sokal, 1973). Построение фенограмм, а также анализ главных компонент реализованы на ЭВМ ЕС-1045.

Результаты и их обсуждение

Полученные результаты следует считать предварительными, так как исследованием охвачен небольшой круг таксонов и многие ключевые роды зонтичных в него не вошли. В дальнейшем по мере расширения круга родов зонтичных, изученных серологически, мы предполагаем вернуться к затрагиваемым здесь вопросам общей структуры подсемейства *Apioideae* на более широкой основе. При отборе родов для данного исследования, кроме соображений доступности материала, мы руководствовались стремлением, с одной стороны, представить в нем некоторые естественные группы, по всем другим таксономическим критериям как будто представляющие группы близко родственных таксонов, а с другой — рассмотреть в свете иммунохимических данных о сходстве и различии белков положение и связи ряда родов и триб, рассматриваемых в настоящее время как критические. Не все включенные в исследование роды удалось изучить двумя использованными методами. Тем не менее эти предварительные результаты представляют, как нам кажется, большой интерес для обсуждения спорных вопросов внутрисемейственной классификации *Umbelliferae*.

Антисыворотки были получены на белки семян родов, занимающих в системах семейства контрастные позиции. Дифференцирующая способность разных АС оказалась неодинаковой. Постановка реакций иммуноэлектрофореза с полными АС, часть которых показана на таблице (см. с. 250), сразу подтвердила вывод американских исследователей (Pickering, Fairbrothers, 1970) о значительном серологическом различии белков представителей *Apioideae* и двух родов *Saniculoideae*, взятых для сравнения. Антисыворотка *Astrantia* реагировала с белками своего подсемейства (*Eryngium*) гораздо сильнее, чем с белками большинства родов *Apioideae*. При этом из реакций с АС *Astrantia* не было возможности узнать что-либо существенное об отношениях внутри *Apioideae*. Единственное важное различие выявилось между реакциями с этой АС белков *Physospermum* и *Pleurospermum* и гораздо более слабыми реакциями белков всех остальных изученных *Apioideae*. Кроме того, из сывороток на белки *Apioideae* только АС *Physospermum* давала с белками *Astrantia* и *Eryngium* сильную реакцию (остальные — слабую). Таким образом, материал разделился на 3 главные группы, а не на 2, как можно было ожидать. Это нетривиальный результат, так как ни в одной из существующих систем особое положение *Physospermum* и *Pleurospermum* не указывалось.

Из остальных АС сравнительно слабая дифференцирующая способность оказалась у АС *Ferula*. Она дает реакцию, близкую к гомологичной (реакция АС

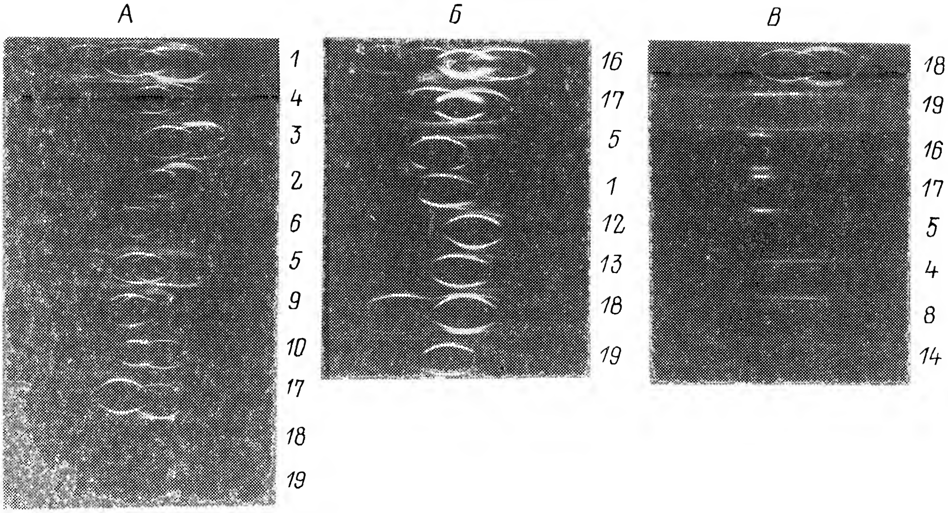


Таблица. Иммунофореграммы белков семян ряда родов сем. *Apiaceae*.

Антисыворотки: *А* — *Prangos*, *Б* — *Physospermum*, *В* — *Astrantia*. Белки: *1* — *Prangos*, *2* — *Angelica*, *3* — *Agasyllis*, 4 — *Ferulago*, 5 — *Heracleum*, 6 — *Pastinaca*, 8 — *Ferula*, 9 — *Selinum*, 10 — *Bifora*, 12 — *Myrrhis*, 13 — *Chaerophyllum*, 14 *Turgenia*, 16 — *Physospermum*, 17 -- *Pleurospermum*, 18 — *Astrantia*, 19 — *Eryngium*.

ТАБЛИЦА 2

Результаты иммунодиффузии и расчет коэффициентов сходства для белков 19 родов зонтичных по реакциям с истощенной АС *Prangos ferulaceae*

Тестируемые белки	Истощающие белки										
	Prangos	*Angelica*	*Agasyllis*	*Ferulago*	*Heracleum*	*Pastinaca*	*Zosima*	*Ferula*	*Selinum*	*Bifora*	*Conium*
Prangos	—	+	++	+	+++	+++	+++	+++	++	++	+++
Angelica	—	—	—	—	++	++	++	++	+	+	++
Agasyllis	—	—	—	—	++	++	++	++	+	+	++
Ferulago	—	±	±	—	++	++	++	++	+	+	++
Heracleum	—	—	—	—	—	—	—	±	—	—	+
Pastinaca	—	—	—	—	—	—	—	±	—	—	+
Zosima	—	—	—	—	—	—	—	±	—	—	+
Ferula	—	—	—	—	±	±	±	—	—	—	++
Selinum	—	—	—	—	+	+	+	+	—	±	+
Bifora	—	—	—	—	+	+	+	+	—	—	+
Conium	—	—	—	—	±	±	±	+	—	—	—
Myrrhis	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Chaerophyllum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Turgenia	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	±
Caucalis	—	—	—	—	—	—	—	—		—	±
Physospermum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Pleurospermum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Astrantia	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Eryngium	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
S. abs. neg.	1.00	0.92	0.92	0.95	0.63	0.63	0.63	0.55	0.79	0.76	0.45
S. abs. mean	1.00	0.86	0.86	0.89	0.54	0.54	0.52	0.50	0.69	0.65	0.45

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Тестируемые белки	Истощающие белки								S. no pos.	S. ppt. pos.	S. abs. pos.
	Myrrhis	*Chaerophyllum*	*Turgenia*	*Caucalis*	*Physospermum*	*Pleurospermum*	*Astrantia*	*Eryngium*			
Prangos	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	1.00	1.00	1.00
Angelica	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	0.83	0.77	0.80
Agasyllis	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	0.83	0.77	0.80
Ferulago	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	0.89	0.79	0.84
Heracleum	+	++	+	+	++	++	+++	+++	0.53	0.35	0.44
Pastinaca	+	++	+	+	++	++	+++	+++	0.53	0.35	0.44
Zosima	+	+	+	+	++	±	+++	+++	0.53	0.30	0.41
Ferula	+	+	+	±	++	+	+++	+++	0.56	0.34	0.45
Selinum	++	++	++	+	++	++	++	++	0.75	0.44	0.59
Bifora	++	+	+	+	++	++	++	++	0.69	0.37	0.53
Conium	+	++	+	+	++	++	++	++	0.58	0.33	0.46
Myrrhis	—	±	—	+	+	+	++	++	0.31	0.16	0.23
Chaerophyllum	—	—	—	+	+	+	++	++	0.28	0.15	0.21
Turgenia	±	+	—	—	++	++	++	++	0.33	0.21	0.27
Caucalis	±	+	—	—	++	++	++	++	0.33	0.21	0.27
Physospermum	—	—	—	—	—	—	+	+	0.11	0.04	0.07
Pleurospermum	—	—	—	—	—	—	+	+	0.11	0.04	0.07
Astrantia	—	—	—	—	—	—	—	—	0.00	0.00	0.00
Eryngium	—	—	—	—	—	—	—	—	0.00	0.00	0.00
S. abs. neg.	0.37	0.26	0.42	0.34	0.21	0.24	0.10	0.10			
S. abs. mean	0.40	0.24	0.34	0.32	0.14	0.16	0.05	0.05			

Примечание. Интенсивность реакций оценивали следующим образом: «+++» — сильная реакция (относительно реакции с полными, т. е. неистощенными АС); «++» — средняя реакция; «+» — слабая реакция; «±» — неопределенная реакция; «—» — нет реакции.

со «своим» белком), только с белком *Dorema*, а с остальными белками — гораздо более слабую, хотя белок *Ferula* хорошо реагирует с АС на белки других *Apioideae*. По-видимому, белки, специфичные для *Ferula*, вызывают здесь наиболее активное образование антител (являются иммунодоминантными), т. е. дают АС с узкой специфичностью, причем удлинение времени иммунизации не привело к расширению специфичности этой АС.

Прежде чем обсудить остальные результаты следует кратко рассмотреть результаты исследования видов одного рода. В нашей работе на ее первом этапе специально были взяты по 2—3 вида из таких полиморфных родов, как *Prangos* (*P. ferulacea*, *P. odontalgica* и *P. pabularia*) и *Ferula* (*F. kelleri* и *F. foetidissima*), причем в пределах своего рода эти виды не считаются близкородственными, принадлежат к разным секциям. Были взяты также представители двух очень близких родов *Heracleum leskovii* и *Tetrataenium olgae*. В реакциях с истощенными АС такие виды в пределах каждого рода вели себя одинаково, и характер взаимодействия линий преципитации в реакциях иммунодиффузии (наличие и направление «шпор») был у них одинаков. Поэтому в рамках нашей задачи и данного набора таксонов внутриродовые отношения не рассматриваются, и роды условно считаются однородными.

Было проведено истощение всех АС, кроме *Ferula*, так как оно целесообразно в тех случаях, когда имеется отчетливая реакция с неистощенной АС. Тестировались белки 19 родов, ими всеми проводилось и истощение. В табл. 2 приведены результаты, полученные при истощении АС *Prangos*. Такие же серии опытов проведены с АС *Myrrhis*, *Angelica*, *Turgenia*, *Physospermum*. Из-за недостатка места мы помещаем только итоговую таблицу средних коэффициентов

ТАБЛИЦА 3

Значения коэффициента S abs. mean для белков 19 родов зонтичных по реакциям с 5 антисыворотками

Белки	Антисыворотки				
	Prangos ferulacea	*Myrrhis odorata*	*Turgenia latifolia*	*Physospermum cornubiense*	*Angelica genuflexa*
Prangos	1.00	0.56	0.55	0.30	0.66
Angelica	0.86	0.62	0.40	0.45	1.00
Agasyllis	0.86	0.59	0.40	0.49	0.87
Ferulago	0.89	0.53	0.56	0.46	0.72
Heracleum	0.54	0.69	0.69	0.52	0.80
Pastinaca	0.54	0.59	0.62	0.45	0.76
Zosima	0.52	0.61	0.47	0.40	0.61
Ferula	0.50	0.40	0.54	0.49	0.56
Selinum	0.69	0.34	0.57	0.56	0.74
Bifora	0.65	0.36	0.54	0.46	0.68
Conium	0.45	0.28	0.26	0.09	0.61
Myrrhis	0.40	1.00	0.42	0.68	0.30
Chaerophyllum	0.24	0.80	0.57	0.42	0.31
Turgenia	0.34	0.31	1.00	0.40	0.37
Caucalis	0.32	0.46	0.81	0.49	0.39
Physospermum	0.14	0.20	0.12	1.00	0.23
Pleurospermum	0.16	0.24	0.14	0.95	0.23
Astrantia	0.05	0.05	0.07	0.17	0.05
Eryngium	0.05	0.05	0.09	0.28	0.05

адсорбционного сходства по всем АС (табл. 3). Результаты изучения белков методом истощенных АС представлены в виде фенограмм (рис. 1) и проекций на плоскости главных компонент (рис. 2), построенных описанными выше способами.

При постановке иммунодиффузии с попарными сочетаниями белков для анализа «шпор» дополнительно к ранее взятым 19 родам мы смогли исследовать еще 8 родов, так как этот метод требует меньше материала. Результаты представлены в табл. 4 в виде рядов сравнительной близости таксонов к реперным таксонам.

Как можно видеть, результаты, полученные разными методами, хорошо согласуются. В отношении подсемейства *Apioideae* можно выделить 3 категории результатов.

К 1-й категории относятся следующие результаты, подтверждающие таксономические связи, которые были установлены ранее на основании анализа тех или иных морфологических признаков и нашли отражение в системах Drude или Козо-Полянского, или в обеих системах.

1. Объединение на высоком уровне сходства *Angelica* и *Agasyllis*. Эта группировка подтверждает отнесение обоих родов в системе Drude к трибе *Angelicinae*. В системе же Козо-Полянского, явно преувеличившего таксономическое значение губчатого утолщения перикарпа, род *Agasyllis* включен в состав рода *Archangelica*, который в настоящее время большинством систематиков включен в род *Angelica*, но самим Козо-Полянским был помещен даже в другое подсемейство, чем последний род.

2. Объединение родов *Heracleum* и *Pastinaca*, а также *Ferula* и *Zosima* в одном кластере. Эта группировка более соответствует системе Козо-Полянского («*Pastinaceae* K.-Pol.»). Надо отметить, однако, что АС *Ferula* не выявляет 3 других рода, упомянутых в качестве близких (табл. 4), а так как ни один из этих родов сам не был реперным, эта группировка нуждается в дальнейшем

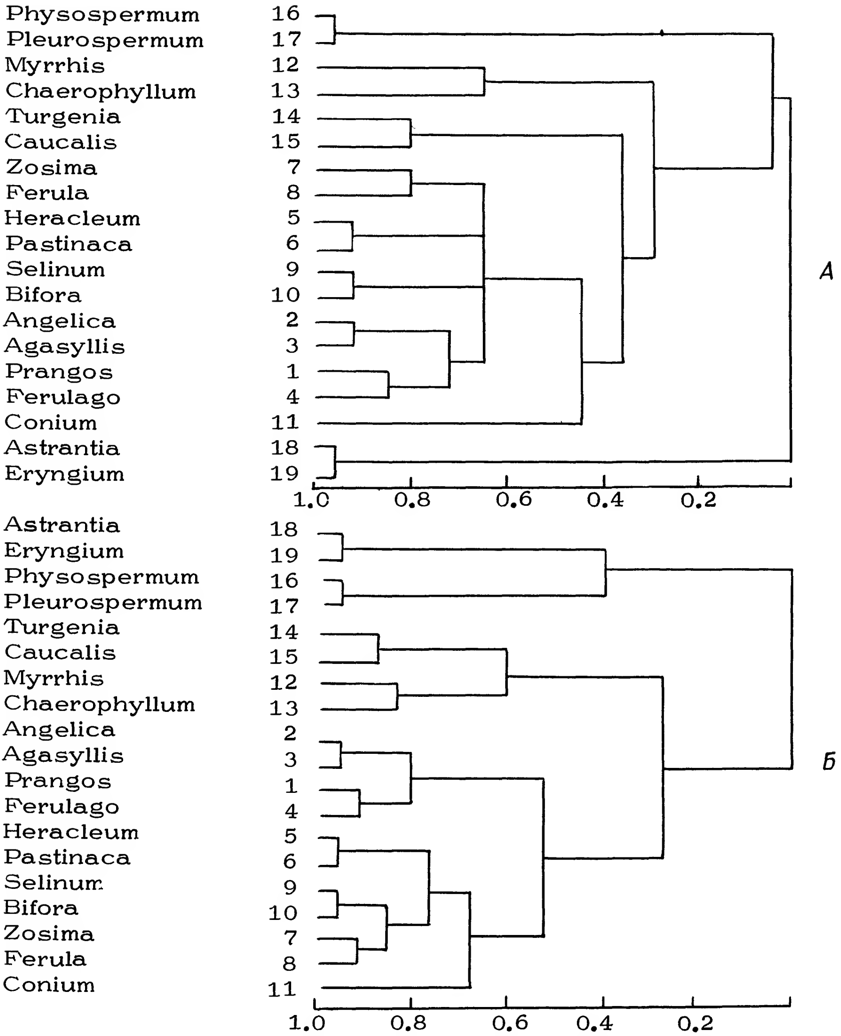


Рис. 1. Фенограмма взаимоотношений родов зонтичных по признаку серологического сходства их белков, полученная путем кластер-анализа значений коэффициента S abs. mean.

А — метод средней связи, *Б* — метод Уорда.

подтверждении. В системе Drude *Heracleum, Pastinaca* и *Zosima* объединены в подтрибе *Tordylinae*, а *Ferula* находится в соседней подтрибе *Ferulinae*.

3. Объединение родов *Turgenia* и *Caucalis*, близость которых признается в обеих системах.

4. Объединение родов *Pleurospermum* и *Physospermum* соответствует системе Drude.

5. Выявление близости родов *Ferula* и *Dorema* также соответствует системе Drude. Серологически оба рода очень близки. Это единственный пока случай в нашей работе с зонтичными, когда белок другого рода дал реакцию полной идентичности с реперным белком.

6. Объединение родов *Myrrhis* и *Chaerophyllum* также коррелирует с классификацией Drude. К этой же категории результатов принадлежит подтвержденная в нашей работе большая удаленность родов *Astrantia* и *Eryngium* (подсемейство *Saniculoideae*) от таксонов типового подсемейства.

Ко 2-й категории принадлежат, наоборот, самые неожиданные результаты,

Таблица 4

Ряды убывания серологического сходства белков исследованных родов зонтичных, построенные после анализа „шпор" в реакциях иммунодиффузии

ASTRANTIA	—	Eryngium	—	Physospermum Pleurospermum	—	все остальные исследованные роды зонтичных									

FERULA Dorema	—	Angelica Agasyllis Ferulago Heracleum Prangos Smyrniopsis Bilacunaria Heptaptera	—	Bifora Selinum Pastinaca Zosima	—	Conium Myrrhis Chaerophyllum Turgenia Caucalis	—	Pleurospermum Physospermum Eremodaucus Molopospermum	—	Astrantia Eryngium					

PRANGOS	—	Bilacunaria	—	Angelica Agasyllis Ferulago	—	Hepraptera Smyrniopsis Peucedanum	—	Heracleum Pastinaca Zosima Ferula Dorema Selinum Bifora	—	Turgenia Caucalis Conium	—	Myrrhis Chaerophyllum Molopospermum	—	Physospermum Pleurospermum Eremodaucus	— Astrantia Eryngium

MYRRHIS	—	Chaerophyllum	—	Pastinaca Heracleum Zosima	—	Angelica Agasyllis Peucedanum Ferulago Prangos Bilacunaria Smyrniopsis Heptaptera Ferula Dorema	—	Selinum Bifora	—	Conium Turgenia Caucalis Molopospermum Eremodaucus	—	Pleurospermum Physospermum	—	Astrantia Eryngium	

PHYSOSPERMUM	—	Pleurospermum	—	Eremodaucus Molopospermum	—	Myrrhis	—	Selinum Heracleum	—	Dorema Ferula Pastinaca Zosima Prangos Bilacunaria Hepraptera Smyrniopsis Ferulago Angelica Agasyllis Peucedanum Turgenia Caucalis Bifora Chaerophyllum	—	Astrantia Eryngium Conium			

ANGELICA	Agasyllis	Heracleum	Conium	Turgenia	Pleurospermum	Astrantia
	Peucedanum	Pastinaca	Selinum	Caucalis	Physospermum	Eryngium
		Zosima		Myrrhis	Eremodaucus	
		Ferulago		Chaerophyllum	Molospermum	
		Heptaptera				
		Smyrniopsis				
		Bilacunaria				
		Prangos				
		Ferula				
		Dorema				

TURGENIA	Caucalis	Heracleum	Chaerophyllum	Angelica	Conium	Physospermum	Astrantia
		Pastinaca	Myrrhis	Agasyllis		Pleurospermum	Eryngium
			Ferula	Peucedanum		Eremodaucus	
			Dorema			Molospermum	
			Smyrniopsis				
			Heptaptera				
			Bilacunaria				
			Prangos				
			Ferulago				
			Zosima				
			Selinum				
			Bifora				

Примечание. Реперные роды выделены крупным шрифтом.

выявляющие такие связи, которые ранее ни в каких существующих системах не были установлены.

В первую очередь это результаты, касающиеся рода *Prangos*, который, по иммунохимическим данным, оказался наиболее близок к родам *Ferulago*, *Angelica* и *Agasyllis*, а затем сближение родов *Bifora* и *Selinum*. Что касается последней пары родов, то эти результаты можно рассматривать только как самые ориентировочные, так как ни *Bifora*, ни *Selinum*, ни какие-либо заведомо близкие к ним таксоны не были использованы для получения АС, а следовательно, прямых сравнений этих двух родов между собой не проводили, и их относительная близость выявлена лишь как результат сходных реакций обоих объектов и различных реперных видов.

Однако этого нельзя сказать о проблемах, которые возникают в связи с обнаружением близости запасных белков *Prangos*, с одной стороны, и *Angelica* и *Agasyllis* — с другой, так как и *Prangos*, и *Angelica* были реперными видами.
В табл. 2 приведены результаты, полученные при истощении АС *Prangos*. Наиболее эффективно ее истощают белки *Ferulago*, *Angelica* и *Agasyllis* (S abs. neg.=0.95; 0.92; 0.92), и у этих же белков сохраняется способность реагировать с АС, истощенной большинством других белков (S abs. pos.=0.84; 0.80; 0.80). Это указывает на выраженное серологическое сходство белков данных родов.

Третья категория результатов является как бы промежуточной между первыми двумя. Это тот случай, когда результаты разошлись с существующими классификациями, но не были неожиданными, потому что еще раньше по ряду иных критериев, в том числе и морфологических, было ясно несовершенство существующей классификации. К этому типу относятся результаты иммунохимического сравнения белков семян таксонов трибы *Smyrnieae* Koch s. l. В традиционном понимании, закрепленном в системе Drude, эта группа включает значительную часть кампилоспермных зонтичных. Из изученных нами родов сюда относятся *Prangos, Bilacunaria, Smyrniopsis, Heptaptera; Conium, Pleurospermum, Physospermum*, к близким трибам *Scandiceae* и *Caucalideae*

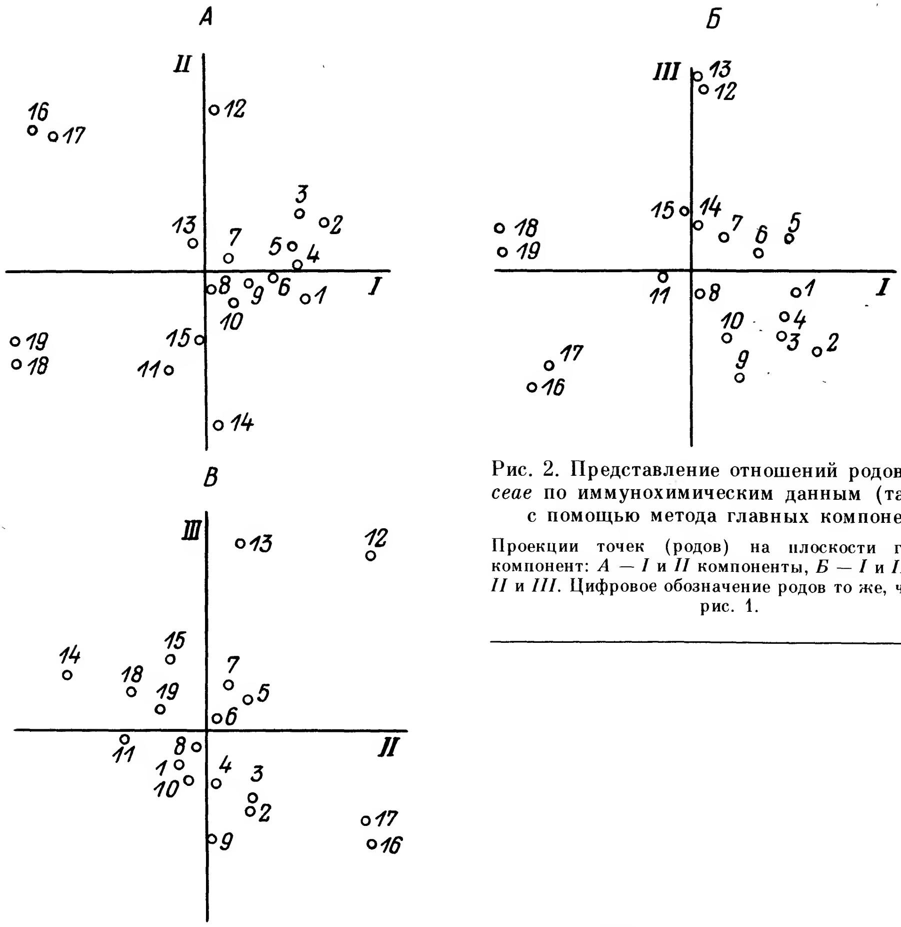


Рис. 2. Представление отношений родов *Apiaceae* по иммунохимическим данным (табл. 3) с помощью метода главных компонент.

Проекции точек (родов) на плоскости главных компонент: *А* — *I* и *II* компоненты, *Б* — *I* и *III*, *В* — *II* и *III*. Цифровое обозначение родов то же, что и на рис. 1.

(в системе Drude две подтрибы одной трибы *Scandicineae*) — роды *Myrrhis*, *Chaerophyllum*, *Caucalis* и *Turgenia*, также имеющие кампилоспермные плоды.

Проведенное исследование совершенно не подтверждает близкое родство всех перечисленных родов, но выявляет наличие среди изученных кампилоспермных зонтичных нескольких естественных групп. Одну группу образуют роды *Prangos* (incl. *Cachrys* L. emend Koch) и *Bilacunaria* (*Hippomarathrum* sensu Hoffmgg. et Linn), очень близкие между собой, и несколько удаленные от них *Smyrniopsis* и *Heptaptera*. Эта группа, по нашим данным, близка не к остальным кампилоспермным зонтичным, а к родам *Angelica*, *Agasyllis* и *Ferulago*. Вторую естественную группу образуют роды *Turgenia* и *Caucalis*, третью — несколько удаленные от них, но довольно близкие между собой роды *Myrrhis* и *Chaerophyllum*. Наконец, последняя группа (*Physospermum*, *Pleurospermum* и примыкающие к ним *Eremodaucus* и *Molopospermum*), как уже отмечалось, наиболее изолирована среди всех изученных *Apioideae* и в то же время она оказалась наиболее близкой из *Apioideae* к двум родам из подсемейства *Saniculoideae*. Изолированное положение среди исследованных кампилоспермных зонтичных занимает род *Conium*, не имеющий среди нашего материала ни одного близкородственного таксона. Таким образом, налицо экспериментальное доказательство гетерогенности и таксономической неестественности трибы *Smyrnieae* s. l. в ее традиционно широком понимании.

Нельзя сказать, что, анализируя распределение других признаков *Umbelliferae*, невозможно найти известные подтверждения выявленных в результате серологического исследования связей или различий родов. Например, роды

Prangos и *Bilacunaria* выделяются среди всех *Smyrnieae* наличием многочисленных кумаринов (Пименов, 1971), и эта фитохимическая особенность сближает их, между прочим, с *Angelica, Agasyllis* и *Ferulago* (у *Prangos* и *Angelica*, которые наиболее полно изучены, найдено немало одинаковых индивидуальных соединений). Однако важно подчеркнуть, что эти известные черты сходства не привели никого из систематиков, включая и М. Г. Пименова, к сближению *Prangos* с *Angelica* и отделению его от других *Smyrnieae*. Указанные признаки сходства традиционно рассматривались как проявление мозаичной эволюции и параллелизма в развитии признаков.

Вряд ли соображения такого рода (мозаичная эволюция и т. п.) можно свободно применить к результатам серологического анализа запасных белков семян, так как последние считаются весьма консервативными. Скорее следует рассматривать наши результаты как серьезный индикатор несовершенства существующих в настоящее время систем зонтичных и необходимости решительного пересмотра некоторых существенных блоков этих систем. Для этого наряду с другими исследованиями необходимо дальнейшее иммунохимическое изучение белков критических групп, в частности более широкого круга кампилоспермных зонтичных, затем так называемых плоскоплодных зонтичных, включая сборный род *Peucedanum*, и, наконец, конгломерат родов, обозначаемых как типовая триба *Apieae*. Это задача нашего дальнейшего исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Крылов П. Н. Флора Западной Сибири. Томск: Изд-во Ботан. секции Том. об-ва естествоиспытателей, 1935. Вып. 8. С. 1981—2084. — *Пименов М. Г.* Перечень растений — источников кумариновых соединений. Л.: Наука, 1971. 200 с. — *Флора* СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Т. 16. С. 58—648; 1951. Т. 17. С. 1—383. — *Шнеер В. С.* О взаимосвязи *Iridaceae* и *Liliaceae* s. l. по результатам серологического исследования белков семян // Бот. журн. 1983. Т. 68, № 1. С. 49—54. — *Шнеер В. С.* Иммунохимический метод сравнения белков в систематике растений // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 8. С. 1073—1084. — *Шнеер В. С.* Серотаксономическое изучение трибы *Ixieae* сем. *Iridaceae*. // Бот. журн. 1990. Т. 75, № 12. С. 1657—1668. — *Bergner J., Jensen U.* Phytoserological contribution to the systematic placement of the *Typhales* // Nord. J. Bot. 1989. Vol. 8, N 5. P. 443—456. — *Cristofolini G., Feoli-Chiapella L.* Serological systematics of the tribe *Genisteae* (*Fabaceae*) // Taxon. 1977. Vol. 26, N 1. P. 43—56. — *Drude O. Umbelliferae* // Engler A., Prantl K. Die Natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1898. Tl 3. Abt. 8. P. 63—256. — *Flora* Iranica. Graz: Akad., 1987. Lfg. N 162, 555 p. — *Jensen U., Buttner C.* The distribution of storage proteins in *Magnoliophytina* (Angiosperms) and their serological similarities // Taxon. 1981. Vol. 30, N 2. P. 404—419. — *Jensen U., Grumpe B.* Seed storage proteins // Proteins and nucleic acids in plant systematics. Berlin: Springer, 1983. P. 238—254. — *Koso-Poljansky B.* Sciadophytum systematic lineamenta // Bull. Soc. Imper. Natur. Moscou. 1915. P. 93—222. — *Lester R. N.* The use of protein characters in the taxonomy of *Solanum* and other *Solanaceae* // The biology and taxonomy of the *Solanaceae*. London: Acad. Press, 1979. P. 285—303. — *Lester R. N., Roberts P. A., Lester C.* Analysis of immunotaxonomic data obtained from spur identification and absorption techniques // Proteins and nucleic acids in plant systematics. Berlin: Springer, 1983. P. 275—300. — *Petersen F. P., Fairbrothers D. E.* A serotaxonomic appraisal of the «*Amentiferae*» // Bul. Tor. Bot. Club. 1985. Vol. 112, N 1. P. 43—52. — *Pickering J. L., Fairbrothers D. E.* A serological comparison of *Umbelliferae* subfamilies // Amer. J. Bot. 1970. Vol. 57, N 8. P. 988—992. — *Pickering J. L., Fairbrothers D. E.* The use of serological data in a comparison of tribes in the *Apioideae* // The biology and chemistry of the *Umbelliferae*. London: Acad. Press, 1971. P. 315—324. — *Škvařil F.* Micromodificacea immunoelectrophoresy // Chem. Listy (Praha). 1961. Vol. 9, N 6. P. 1069—1080. — *Sneath P. H. A., Sokal R. R.* Numerical taxonomy. San Francisco: Freeman, 1973. 573 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Московский государственный
университет.

Получено 26 IX 1989.

УДК 561 : 551.781.5 : 582.632.1 (574.4)

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 2

Г. П. Пнева

РЕВИЗИЯ РОДА *ALNUS* (*BETULACEAE*) ОЛИГОЦЕНОВОЙ ФЛОРЫ ГОРЫ АШУТАС (ВОСТОЧНЫЙ КАЗАХСТАН)

G. P. PNEVA. REVISION OF THE GENUS *ALNUS* (*BETULACEAE*) IN THE OLIGOCENE FLORA OF THE ASHUTAS MOUNTAIN, THE EASTERN KAZAKHSTAN

Детально исследованы и изображены два вида ольхи, описанные в монографии, посвященной изучению флоры горы Ашутас, а также третий вид, отнесенный к этому роду позднее. Установлено, что *Alnus palibinii* и *A. neuburgiae* принадлежит к одному виду — *A. schmalhausenii*, представленному в этой флоре большим количеством отпечатков.

Продолжается работа по изучению новых материалов и ревизии старых коллекций классической флоры горы Ашутас. Монография, посвященная изучению этой флоры (Криштофович и др., 1956), во многом дополнена и в ряде случаев некоторые таксоны были переопределены (Ильинская, Пнева, 1984; Пнева, 1986а, б, 1987, 1988; Викулин, Пнева, 1986).

Настоящая статья посвящена ревизии рода *Alnus* флоры горы Ашутас. В. И. Грубовым (в: Криштофович и др., 1956:95—96) там были установлены два новых вида: *A. schmalhausenii* Grub. и *A. palibinii* Grub. Первый вид, представленный многочисленными отпечатками, затем был отмечен в других флорах, тогда как второй вид, определенный по единственному отпечатку, впоследствии нигде не был найден и давно вызывал сомнение автора статьи. Л. Ю. Буданцевым (1982) отмечается близость этих двух видов. Некоторые палеоботаники склонны были отнести *Alnus palibinii* к роду *Corylus* (устное сообщение А. Г. Андреева). Здесь необходимо отметить, что рисунки этих видов (Криштофович и др., 1956:95—96, рис. 39, 40), сделанные в монографии художником и не проверенные специалистом палеоботаником под бинокуляром (их в то время еще не было в СССР), не совсем точны.

Мной были сделаны новые рисунки методом обводки фотографий под бинокуляром, чем достигается наибольшая точность изображения. Единственным отличием видов *Alnus palibinii* и *A. schmalhausenii* является зубчатость края листа.

Для анализа этого признака выполнены рисунки краев листьев типов видов при одинаковом 3-кратном увеличении (рис. 2, *а*, *б*), а также рисунок типа вида *A. palibinii* (рис. 1).

Грубов указывает, что у *A. palibinii* лист по краю «неравномерно мелко городчато-зубчатый» (Криштофович и др., 1956:95), у *A. schmalhausenii* край «мелко пильчатый, с мелкими и даже очень мелкими, вперед направленными и отвернутыми зубчиками или зазубринками, становящимися обычно более частыми и грубыми на верхушке (до неравномерной пильчатой зубчатости), более редкими и грубыми на крупных листьях и очень частыми и тонкими на мелких» (Криштофович и др., 1956:96). Кроме того, Грубов указывает, что отп. 502а, принадлежащий *A. schmalhausenii*, имеет более грубые зубчики, «приближающиеся по типу к *A. palibinii*».

По своим размерам лист *A. palibinii* соответствует наиболее крупным листьям *A. schmalhausenii* и, таким образом, этот признак вполне укладывается в протолог последнего. Подобная картина наблюдается у современного аналога *A. schmalhausenii* — *A. serrulata* Willd.: изменение формы и размеров зубчиков как у разных листьев, так и на одном листе (табл. I, *3*, *4*).

Третий рассматриваемый вид, первоначально определенный Т. Н. Байковской как *Styrax neuburgiae* (Palib.) Baik., И. А. Ильинская (1982) перевела в род *Alnus* и сделала новую комбинацию *A. neuburgiae* (Baik.) Iljinskaja. Обоснование

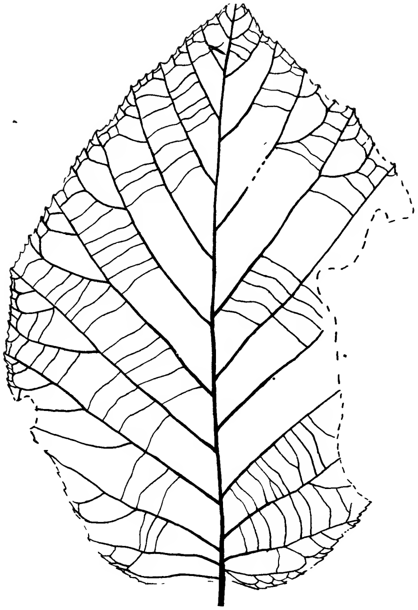


Рис. 1. *Alnus schmalhausenii.*

Колл. 2113, обр. 12, голотип *A. palibinii.* $^2/_3$ нат. вел.

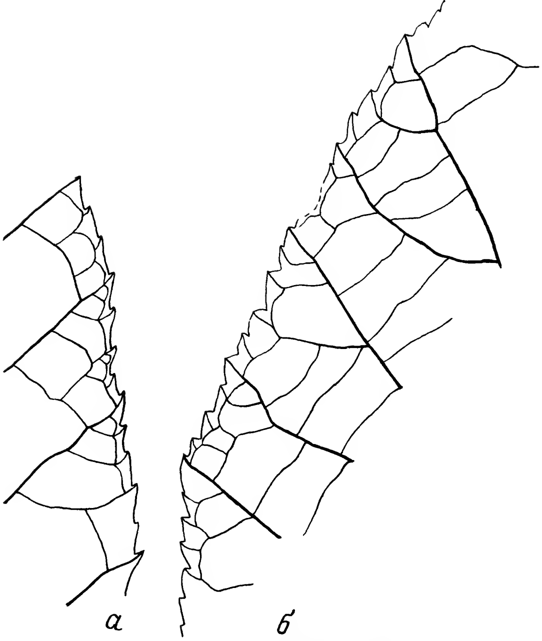


Рис. 2. *Alnus schmalhausenii.*

а — колл. 2113, обр. 268, ×2, голотип *A. schmalhausenii*; *б* — колл. 2113, обр. 12, ×2, голотип *A. palibinii.*

его перевода в род *Alnus* приведено позднее (Ильинская, 1989). Близкий современный вид не приводится. Жилкование у края листа и характер зубчатости, близкие к типу вида *A. schmalhausenii*, не оставляют сомнения в его принадлежности к *A. schmalhausenii* (табл. II, *1*, *2*).

Общими признаками для рассматриваемых видов являются: форма листьев (яйцевидная, обратнояйцевидная, широкоовальная), зубчатость (от мелкопильчатой до более грубой зубчатости у крупных листьев); жилкование (сближенные вторичные жилки у основания листа, характер жилкования у края листа) и др. Поэтому мы считаем, что они составляют один вид; таким образом, *A. palibinii* и *A. neuburgiae* являются синонимами *A. schmalhausenii.*

Вместе с *A. schmalhausenii* часто находили отпечатки плодущих пестичных сережек, которые описывались отдельно из-за отсутствия непосредственной связи с листьями при наличии 2 видов ольхи. Теперь возрастает вероятность их принадлежности к виду *A. schmalhausenii*, но для этого необходимы дополнительные исследования.

Наиболее близкими современными видами для рассматриваемых ископаемых форм можно считать 2 североамериканских вида: уже упомянутый *A. serrulata* и *A. rugosa* (Du Roi) Sarg. Последний обладает отчетливо выраженным усеченным основанием листа, наблюдаемым у некоторых отпечатков (табл. II, *3*).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буданцев Л. Ю. Alnus Mill. Виды, установленные по листьям // Ископаемые цветковые растения СССР. Т. 2. Л.: Наука, 1982. С. 120—128. — *Викулин С. В., Пнева Г. П. Nyssa zhilinii* (*Nyssaceae*) — новый третичный вид из Пасеково (Среднерусская возвышенность) и Ашутаса (Восточный Казахстан) // Бот. журн. 1986. Т. 71, № 9. С. 1266—1270. — *Ильинская И. А.* и др. Палеогеновая флора Зайсанской впадины // Стратиграфия фанерозоя СССР. Л.: Тр. ВСЕГЕИ. Н. С. Т. 322. 1983. С. 115—125. —

Ильинская И. А. Проявление миграционных и эволюционных процессов в истории флоры кайнофита Зайсанской впадины // Вопросы палеофлористики и стратиграфии. Л.: Наука, 1989. С. 44—60. — *Ильинская И. А., Пнева Г. П.* Папоротники олигоценовой флоры горы Ашутас в Казахстане // Бот. журн. 1984. Т. 69, № 5. С. 595—604. — *Криштофович А. Н., Палибин И. В., Шапаренко К. К.* и др. Олигоценовая флора горы Ашутас в Казахстане // Тр. БИН АН СССР. Сер. 8. 1956. Вып. 1. С. 8—180. — *Пнева Г. П.* Дополнения к олигоценовой флоре горы Ашутас // Бот. журн. 1986а. Т. 71, № 4. С. 474—479. — *Пнева Г. П.* Новый вид магнолии из позднеолигоценовой флоры Ашутаса (Вост. Казахстан) // Пробл. палеоботаники. Л., 1986б. С. 112—119. — *Пнева Г. П.* Новый вид *Symplocos* (*Symplocaceae*) из позднеолигоценовой флоры Ашутаса (Восточный Казахстан) // Бот. журн. 1987. Т. 72, № 10. С. 1388—1391. — *Пнева Г. П.* Новый третичный вид рода *Aponogeton* (*Aponogetonaceae*) из Казахстана и Каракалпакии // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 11. С. 1597—1599.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 3 VII 1990.

УДК 633.527.2 : 632.937.2

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 2

В. П. Лебедев, М. А. Беляева, И. С. Соловьева

ОНТОГЕНЕЗ КОРНЕВЫХ ОТПРЫСКОВ *RUMEX ACETOSELLA* (*POLYGONACEAE*)

V. P. LEBEDEV, M. A. BELYAYEVA, I. S. SOLOVYEVA. ONTOGENY OF ROOT SHOOTS IN *RUMEX ACETOCELLA* (*POLYGONACEAE*)

Рассматривается онтогенез корневых отпрысков с использованием возрастной периодизации Т. А. Работнова (1964). Выделено 7 категорий по возрастному состоянию, характеризующихся наличием ряда индикаторных количественных и качественных признаков: ювенильные, имматурные, виргинильные, молодые, средневозрастные, старые генеративные и сенильные. Корневые отпрыски характеризуются поливариантностью развития. Разнополые отпрыски сходны по качественным морфологическим и анатомическим признакам. Различия заключаются лишь в некоторых количественных показателях.

Щавель малый (щавелек) *Rumex acetosella* L. — многолетнее облигатно корнеотпрысковое летне-зимне-зеленое травянистое растение. Его ареал включает Европу, Центральную Азию, Северную Африку и Австралию (где он является заносным растением). В СССР встречается в европейской части (кроме нижней Волги и Арктики), во всех районах Сибири и Дальнего Востока и на Кавказе (Лозина-Лозинская, 1936). Щавелек произрастает в посевах всех сельскохозяйственных культур, по опушкам в сосновых борах, на пасеках, по обрывам, обочинам дорог, разреженным лугам, иногда на скалах.

По степени морфологической дезинтеграции (Смирнова, 1976) щавелек относится к явно полицентрическому типу биоморф растений. Вегетативное тело щавеля малого, как и других корнеотпрысковых трав, представляет собой сложную полицентрическую систему (Лебедев, 1983, 1986), в которой легко выделяются обособленные комплексы корней размножения (по терминологии Л. Е. Гатцук, 1985) с разновозрастными корневыми отпрысками. Основное взаимодействие со средой у корнеотпрысковых и длиннокорневищных трав осуществляется на уровне отдельных парциальных образований (побегов, кустов, корневых отпрысков), которые выступают как элементы ценопопуляций (Смирнова, 1976).

Основной задачей настоящей работы явилось изучение онтогенеза корневых отпрысков щавеля малого. Поскольку он является двудомным растением, другая задача состояла в анализе ряда морфолого-анатомических признаков мужских и женских корневых отпрысков.

Онтогенез изучали путем наблюдения за постоянными этикетированными корневыми отпрысками вначале в агрофитоценозе (посевы ячменя) и на однолетней и двух-трехлетней залежи (исследуемый участок поля не обрабатывался). Наблюдения проводили в течение всего сезона. Корневые отпрыски анализировали также на гербарном материале в пределах полицентрических особей.

При выделении возрастных состояний использовали периодизацию Работнова (1964) с учетом дополнений А. А. Уранова (1975) и его школы (Заугольнова и др., 1988).

Для определения морфологических особенностей каждой категории корневых отпрысков анализировали 20—50 экз. Основными качественными признаками при выделении возрастных состояний корневых отпрысков были: форма листовой пластинки, начало кущения, начало цветения, наличие отмерших побегов в кусте, число и размеры питающих корней на вертикальном корневище, наличие корней размножения, возраст материнского корня размножения и другие. Изучали также и количественные признаки возрастных состояний разнополых корневых отпрысков. Для изучения анатомического строения использовали мужские и женские генеративные побеги одинакового уровня жизненности, произрастающие в одинаковых экологических условиях. Исследовали следующие анатомические признаки: строение стебля, верхней и нижней эпидермы листа и мезофилла.

Корневой отпрыск рассматривается нами в широком смысле как побег или куст, развившийся из придаточной почки на корне. Он имеет надземную часть (побег или куст) и подземную — вертикальное корневище. Длина последнего зависит от глубины залегания материнского корня размножения. У щавелька корневищная часть отпрыска небольшая (до 5—7 см). На песчаных карьерах, в долинах рек и на скалах, где многие корни размножения располагаются практически на поверхности почвы, корневищная часть может быть совсем не выражена.

Придаточные почки на корнях размножения щавелька образуются из феллогена (Rauh, 1937). В большинстве случаев они располагаются рядом с боковыми корнями. Придаточные почки рассматриваются исследователями (Смирнова, Кагарлицкая, 1972) как глубокоомоложенные вегетативные зачатки (диаспоры), а путь развития, который проходит корневой отпрыск, в значительной степени сопоставим с онтогенезом растения, развившегося из семени. Емкость почки (термин Т. И. Серебряковой, 1971) у щавеля малого достигает 5—8 листовых зачатков.

Ювенильные корневые отпрыски, развившиеся из почки, имеют в розеточном побеге 5—9 листьев длиной 2—3 см и шириной 0.5—0.6 см. Листовые пластинки продолговато-ланцетные с клиновидным основанием. На вертикальном корневище обычно четко выражены чешуевидные листья и имеется до 5—7 тонких придаточных корней длиной 1—2 см. Однако придаточные корни есть не у всех отпрысков.

В имматурном возрастном состоянии розеточный побег у одних отпрысков начинает ветвиться (куститься), образуя 1—2 побега II порядка, у других ветвление отсутствует. Листья с продолговато-ланцетными листовыми пластинками, которые имеют при основании один или два широкотреугольных зубца. Часто последние бывают сдвинуты вдоль листовой пластинки один относительно другого. Число и величина листьев в розеточном побеге больше, чем в ювенильном (см. таблицу), а корневая система практически не отличается от таковой ювенильных отпрысков.

В виргинильном (взрослом вегетативном) возрастном состоянии листовые пластинки розеточного побега приобретают типичную (взрослую) форму. Они имеют копьевидное основание. Длина листьев составляет 6—8 см, ширина — 1.0—1.5 см. Питающие корни на вертикальных корневищах могут

Биометрические показатели возрастных состояний корневых отпрысков щавеля малого

Возрастные состояния корневых отпрысков	Пол ♂, ♀	Высота, см	Число боковых побегов			Число листьев	Длина листа, см	Ширина пластинки листа, см	Число цветков	Фитомасса, г
			генеративных	вегетативных	отмерших					
Ювенильные		—	—	—	—	7.7±0.4	2.5±0.8	0.57±0.02	—	0.02
Имматурные		—	—	—	—	13.1±1.6	5.5±1.3	0.7±0.04	—	0.074
Виргинильные		—	—	4.2±0.3	—	16.9±3.3	7.0±1.5	1.4±0.05	—	0.29±0.08
Молодые генеративные	♂	34.3±2.8	2.4±0.6	2.0±0.07	—	4.8±0.6	7.6±1.7	0.85±0.03	174.5±11.2	0.69±0.02
	♀	35.2±1.9	3.1±0.8	3.4±0.5	—	5.1±0.9	7.3±1.2	0.9±0.08	208.4±17.3	2.5±0.07
Средневозрастные генеративные	♂	37.5±3.4	7.3±0.4	3.6±0.09	4.9±0.75	5.1±0.04	4.1±1.4	0.43±0.06	472.5±20.6	3.7±0.3
	♀	45.4±2.6	4.7±0.7	4.1±0.3	5.1±0.3	5.0±0.07	4.7±1.5	0.42±0.01	504.7±16.3	3.9±0.08
Старые генеративные	♂	7.9±0.4	2.2±0.8	3.4±0.9	9.3±1.2	3.1±0.8	2.9±0.6	0.28±0.06	60.3±6.7	0.37±0.06
	♀	11.3±1.1	2.7±0.04	2.5±0.3	8.5±2.0	2.8±0.1	3.2±1.2	0.31±0.05	48.9±4.2	0.44±0.02
Сенильные		—	—	1.6±0.1	8.4±0.1	3.8±0.6	2.4±0.8	0.24±0.01	—	0.2±0.09

отмирать в засушливый период, но после увлажнения почвы вновь появляются. Дальнейшая судьба виргинильных отпрысков различна: одни из них в первый же год после появления из почки на корне переходят в молодое генеративное возрастное состояние, а другие — остаются в виргинильном состоянии. Придаточных питающих корней на вертикальном корневище немного. Они белого цвета длиной 1—2 см. Однако у некоторых виргинильных корневых отпрысков в корневой системе выделяется 1—3 более крупных корня.

Молодые генеративные корневые отпрыски в большинстве случаев появляются в первом вегетационном периоде. Наземный побег полурозеточного типа. К цветению может перейти как ось I порядка, так и одна или несколько боковых осей II порядка.

Щавель малый — растение летне-зимнезеленое. Одноосные неразветвленные побеги обычно отмирают полностью до места выхода из материнского корня размножения. В кусте же генеративные побеги отмирают неполностью. Базальная их часть (резид, по Нухимовскому, 1973) с пазушными почками, а также боковые вегетативные побеги зимуют с зелеными листьями. Последние весной постепенно засыхают. Вместо них появляются новые листья. Они имеют более крупные размеры по сравнению с листьями летне-осенней генерации.

Корневища молодых генеративных отпрысков гладкие, красноватого цвета. Они имеют от 5 до 15 придаточных корней длиной до 3—5 см. Кроме питающих корней на корневище многих генеративных отпрысков формируется 1—4 корня размножения длиной 10—25 см. На некоторых корнях были обнаружены 1—3 придаточные почки.

Средневозрастные (зрелые) генеративные отпрыски 2—3-го года вегетации имеют в парциальном кусте отмерший побег I порядка и один или несколько отмерших генеративных побегов следующих порядков.

Число генеративных побегов в кусте может достигать 7—8, а иногда 15—16. Высота их 30—50 см. Средневозрастные генеративные отпрыски обычно имеют большую фитомассу, которая может достигать 4—5 г в воздушно-сухом состоянии. Боковые побеги, отходя от главного, в одних парциальных кустах сразу приобретают ортотропное направление, а в других — анизотропное.

Таким образом, возникают две разные формы: плотнокустовая и рыхлокустовая (термины взяты по аналогии со злаками). Подобная ситуация наблюдается и в молодом генеративном состоянии.

Корневище средневозрастных генеративных отпрысков светло-серое с желтоватым или красноватым оттенком диаметром около 1 см. На его поверхности имеются небольшие шероховатости и трещины. Корневище длиной 3—5 см имеет от 3 до 12 придаточных корней длиной 2—4 см. Кроме питающих корней на корневищах некоторых отпрысков формируется 1—3 придаточных корня размножения длиной 8—20 см с придаточными почками и разновозрастными корневыми отпрысками. Такие отпрыски были обнаружены нами на однолетней залежи.

Таким образом, корневые отпрыски могут формировать собственную (дочернюю) полицентрическую систему, включающую почки и разновозрастные корневые отпрыски на корнях размножения (обособленных комплексах корней размножения, по терминологии Гатцук, 1985). Наличие таких полицентрических систем корневых отпрысков в пределах сложноустроенной полицентрической системы материнской особи свидетельствует о высокой степени автономности корневых отпрысков. Помимо того, что они являются центрами фотосинтетической активности, они обеспечивают себя минеральным питанием, пространственно удалены; корневые отпрыски выступают центрами захвата территории, центрами вегетативного размножения.

В старом генеративном состоянии парциальный куст включает 5—10 оснований отмерших генеративных побегов прошлых лет и один или несколько слаборазвитых генеративных побегов высотой от 5 до 15 см. Фитомасса всего куста составляла в среднем 0.4 г, а одного генеративного побега — 0.08 г.

Корневище диаметром до 1 см, старое, растрескавшееся, часто имеет полости. В некоторых парциальных кустах основания генеративных побегов прошлых лет не отмирают, а утолщаются. На этих утолщениях могут закладываться почки возобновления, формироваться побеги, а также питающие корни и корни размножения с почками и ювенильными отпрысками. Придаточные корни с почками и молодыми отпрысками отходят также от вертикального корневища. На некоторых участках молодых корней старых генеративных отпрысков были обнаружены клубневидные образования, природа которых осталась пока не выясненной. Размеры их варьировали от 3—5 до 14—15 мм. Многие клубеньки имели красноватую окраску. У ряда старых генеративных отпрысков были обнаружены довольно крупные придаточные корни размножения длиной до 50 см. По морфологии они ничем не отличались от боковых корней.

Следует отметить, что некоторые корневые отпрыски в процессе онтогенеза минуют средневозрастное генеративное состояние. После первого цветения они целый год вегетируют, а затем сразу переходят в старое генеративное состояние. Большинство старых генеративных отпрысков после цветения отмирает, остальные переходят в сенильное возрастное состояние (субсенильные отпрыски у щавелька не обнаружены). Сенильные отпрыски, как и старые генеративные, имеют в кусте множество оснований отмерших генеративных побегов прошлых лет (резидов) и один или несколько вегетативных розеточных побегов. Листья последних напоминают по своей форме и размерам листья ювенильных и имматурных отпрысков.

Максимальная продолжительность онтогенеза корневых отпрысков щавелька составляет 3—4 года. После отмирания отпрыска физическая связь старого корневища с обособленными комплексами корней размножения сохраняется в течение 1—2 лет, хотя физиологическая целостность этой системы, безусловно, нарушена.

Вегетативное размножение (партикуляция) происходит только после отмирания корневого отпрыска, образовавшего дочернюю полицентрическую систему. Отделившиеся при этом обособленные комплексы придаточных корней размножения с разновозрастными корневыми отпрысками и без них продолжают самостоятельное развитие. Наблюдения показывают, что в пределах одной взрослой полицентрической особи щавелька развиваются корневые отпрыски только одного пола. Изучение особей в различных экологических условиях не выявило каких-либо различий в ходе онтогенеза мужских и женских отпрысков. Основные биометрические показатели отпрысков разного пола, например на залежи (см. таблицу), оказались в значительной степени сходными. Статистически достоверной была только разница по фитомассе у молодых генеративных отпрысков. Для женских отпрысков этот показатель был больше. В литературе также отмечается, что женские особи несколько крупнее мужских (Umrath, 1953; цит. по: Синнот, 1963; Singh, Smith, 1971; Камышев, 1976; Чхубианишвили и др., 1984).

Проведенные нами анатомические исследования показали сходство качественных признаков мужских и женских растений. Выявленные различия имели количественный характер.

Анатомическое строение стеблей было в значительной степени сходно. Они покрыты эпидермой с кутикулой. Первичная кора состоит из двух рядов уголковой колленхимы и большого количества мелкоклеточной хлорофиллоносной паренхимы. Эндодерма не выражена. Наружный контур коры ребристый. В выступах ребер хорошо развита уголковая колленхима. Внутрь от коры залегает сплошное кольцо механической ткани, представленной одревесневшими склеренхимными волокнами. В это кольцо вкраплены расположенные в один круг открытые коллатеральные проводящие пучки. В центре пучков расположена масса крупноклетной паренхимы. Стебель щавелька полый. В стебле женского корневого отпрыска основная паренхима более крупная, проводящие пучки разных размеров. Крупные пучки являются синтетическими, т. е. общими для листа и стебля. Мелкие пучки имеют стеблевое происхождение. В стебле мужского отпрыска все пучки имели приблизительно одинаковые размеры.

Клетки эпидермы листа, взятые на этом же участке побега, у мужского отпрыска имели более крупные размеры, чем у женского. Устьица у корневых отпрысков обоих полов находятся и на верхней, и на нижней эпидерме, причем на последней их несколько больше. На 1 см^2 верхней и нижней эпидермы листьев мужских растений устьиц на 300—400 больше, чем у женских.

Во внутренней структуре листа мужской особи четко просматривается двухслойный столбчатый мезофилл. В губчатом мезофилле хорошо выражены воздухоносные полости.

Лист женского отпрыска в рассматриваемом случае более тонкий, в нем всего один ряд столбчатой ткани. Размеры всех клеток мезофилла более мелкие.

В заключение отметим следующее.

К выделению возрастных состояний в онтогенезе корневых отпрысков (как и особей) у представителя облигатных корнеотпрысковых трав — щавеля малого — применима возрастная периодизация Работнова, что еще раз подтверждает ее универсальность.

Корневые отпрыски характеризуются значительной поливариантностью онтогенетического развития (размерной, морфологической, временно́й, поливариантностью воспроизведения и размножения).

Корневые отпрыски щавеля малого, обладая высокой автономностью и самостоятельностью онтогенетического развития, выступают как элементы ценопопуляций. Разнополые отпрыски сходны по качественным морфологическим и анатомическим признакам. Незначительные различия заключаются лишь в некоторых количественных показателях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гатцук Л. Е. Опыт сопоставления макроморфологических признаков и динамики ценопопуляций // Динамика ценопопуляций растений. М.: Наука, 1985. С. 10—22. — *Заугольнова Л. Б.* и др. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 184 с. — *Камышев Н. С.* Участие половых популяций цветковых растений и удельный вес их в растительном мире // Структура и динамика растительного покрова. М.: Наука, 1976. С. 152—153. — *Лебедев В. П.* Щавель малый *Rumex acetosella* L. // Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. Методические разработки для студентов биологических специальностей. М.: Изд-во МГПИ, 1983. С. 19—22. — *Лебедев В. П.* Полицентричность некоторых корнеотпрысковых трав // Жизненные формы в экологии и систематике растений. М.: Изд-во МГПИ, 1986. С. 121—125. — *Лозина-Лозинская А. С.* Щавель малый // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936. Т. 5. С. 29. — *Нухимовский Е. Л.* О соотношении понятий «партикуляция» и «вегетативное размножение» // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1973. Т. 7—8, № 5. С. 107—120. — *Работнов Т. А.* Определение возрастного состава популяций видов в сообществе // Полевая геоботаника. Л.: Наука, 1964. Т. 3. С. 132—145. — *Серебрякова Т. И.* Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М.: Наука, 1971. 358 с. — *Синнот Э.* Морфогенез растений. М.: Иностр. лит. 1963. 603 с. — *Смирнова О. В.* Объем счетной единицы при изучении ценопопуляций растений различных биоморф // Ценопопуляции растений. Основные понятия и структура. М.: Наука, 1976. С. 72—81. — *Смирнова О. В., Кагарлицкая Т. Н.* О двух типах жизненного цикла *Viola mirabilis* // Бот. журн. 1972. Т. 57, № 5. С. 481—492. — *Уранов А. А.* Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1975. № 2. С. 7—34. — *Чхубианишвили Е. И., Кезели Т. А., Котаева Д. В.* Половой диморфизм в строении мезофилла и эпидермы листа двудомных растений // Тез. докл. Всесоюз. конф. по анатомии растений. Л.: Наука, С. 174—175. — *Rauh W.* Die Bildung von Hypokotyl und Wurzelsprossen und ihre Bedeutung für die Wuchsformen der Pflanzen // Nova Acta Leopold. N. F. 1937. Vol. 4, N 24. S. 353—395. — *Sing R. B., Smith B. H.* The mechanism of sex determination in *Rumex acetosella* // Theor. Appl. genet. 1971. Vol. 41, N 8. P. 40. — *Umrath K.* Geschlechtsbedingte Unterschiede in der Blattform // Phyton. 1953. N 4. S. 290—299.

Костромской государственный
педагогический институт.

Получено 2 VI 1988.

УДК 581.4

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 2

И. О. Байтулин, В. Г. Синицына

ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ *NIEDZWEDZKIA SEMIRETSCHENSKIA* (*BIGNONIACEAE*)

I. O. BAITULIN, V. G. SINITSINA. THE ECOLOGICAL AND MORPHOLOGICAL FEATURES OF *NIEDZWEDZKIA SEMIRETSCHENSKIA* (*BIGNONIACEAE*)

Изучены особенности формирования жизненной формы недзвецкии семиреченской в естественных местообитаниях и культуре. Предлагается введение этого редкого декоративного растения в культуру в южные регионы нашей страны.

Недзвецкия семиреченская *Niedzwedzkia semiretschenskia* B. Fedtsch. — единственный вид рода *Niedzwedzkia* B. Fedtsch., произрастающий в СССР. Очень декоративное дикорастущее растение с пурпурно-фиолетовыми крупными цветками и ажурными листьями. Вид впервые описал Б. А. Федченко (1915) по сборам экспедиции В. Е. Недзвецкого в Чу-Илийских горах и отметил большое сходство этого растения с туркестанским видом рода *Incarvillea* (сем. *Bignoniaceae*), но тем не менее по строению семян и наличию стебельчатых железок на листьях и стеблях отнес его к сем. *Pedaliaceae*. Позднее габитуальное сходство этих двух видов, а также одинаковое строение их плодов позволило отнести *Niedzwedzkia semiretschenskia* к сем. *Bignoniaceae* Pers. (Васильченко, 1957). Вопросы происхождения и филогенетических связей этого вида подробно рассмотрены в работах Б. А. Федченко (1915), М. Г. Попова (1938), И. Т. Васильченко (1957), Н. В. Павлова (1959), Б. А. Быкова (1966). Сведения по экологической приуроченности *N. semiretschenskia* противоречивы. По данным одних авторов, она произрастает в полынных степях, других — в долинах и на известковых скалах (Васильченко, 1957). И. О. Байтулин и Б. А. Винтерголлер (1988) считают данный вид крайне специализированным и мало приспособленным к изменению условий среды. Его местообитания ограничены Чу-Илийскими горами, где он произрастает на склонах невысоких гряд и межгрядовых седловин и строго приурочен к выходам третичных конгломератов, известняков и продуктов их разрушения.

В ботанических садах разных климатических зон были поставлены опыты и получены положительные результаты по введению этого вида в культуру (Русанов, 1960; Ляшенко, 1974; Сикура, 1989). Е. И. Уварова (1984) указывает на повышение полевой всхожести семян *N. semiretschenskia*, на усиление роста и ускорение развития сеянцев после их обработки растворами микроэлементов.

В связи с ограниченностью литературных данных по морфологии и особенностям становления жизненной формы *N. semiretschenskia* нами было проведено изучение онтоморфогенеза этого вида в условиях естественных местообитаний и в культуре.

В природных условиях изучалась популяция *N. semiretschenskia* в полынно-недзвецкиевой ассоциации (ass. Niedzwedzkia semiretschenskia+Hulthemia persica+Salsola arbuscula — Artemisia sublessingiana+Poa bulbosa) в урочище Талдыбастау на склонах восточной и юго-восточной экспозиции невысокой гряды (900 м над ур. м.). Проективное покрытие 40—50 %. *N. semiretschenskia* встречается довольно обильно, особенно у основания гряды — 19 особей на 25 м^2, к вершине гряды число растений снижается до 8 на 25 м^2. Кроме доминантов в данном сообществе в убывающем порядке встречаются *Cerasus tianschanica* Pojark., *Ephedra distachya* L., *Ceratoides papposa* Botsch. et Ikonn., из травянистых — *Medicago falcata* L., *Ziziphora tenuior* L., *Carex pachystylis* J. Gay, *Oedibasis apiculata* (Kar. et Kir.) K.-Pol.

Популяция недзвецкии семиреченской нормального типа, возрастной спектр полночленный, левосторонний. На площадках 25 м^2 наблюдалось от 2 до 9 виргинильных особей, от 5 до 9 генеративных, от 1 до 3 сенильных. Опавших плодов прошлых лет на площадках в 1 м^2 насчитывалось от 3 до 21 штуки. Наибольшее число плодов и всходов отмечено в микропонижениях и нижней части склонов, куда они сносятся ветром и стоком талой воды.

Б. А. Федченко (1915) характеризует жизненную форму *N. semiretschenskia* как полукустарник с восходящими стеблями. Б. А. Быков (1966) относит ее к полутравянистым растениям, а В. В. Фисюн (1982) — к многолетним растениям с многочисленными стеблями, древеснеющими у основания.

Жизненная стратегия организмов определяется их формами, являющимися исторически сложившимся отражением их биологических свойств. Установление жизненных форм растений проводится не только на основе структурных особенностей надземных органов, но обязательно в сочетании с характерными признаками их подземных частей, в том числе и корневой системы. По нашим наблюдениям, жизненной формой недзвецкии семиреченской, произрастающей в естественных местообитаниях, является стержнекорневой полукустарничек с травянистыми ортотропными неспециализированными побегами, одревесневающими в нижней части. Побеги отмирают ежегодно, многолетней остается только их базальная часть, на которой происходит симподиальное заложение почек возобновления. Подземные органы представлены системой главного корня. Тип побеговой структуры безрозеточный. В эволюционном отношении жизненная форма недзвецкии семиреченской может быть охарактеризована как полукустарничек «травянистого» происхождения (по Голубеву, 1960). Основной тип размножения семенной.

Плод — коробочка, относится к ценокарпиям, образована двумя сросшимися плодолистиками (по классификации Левиной, 1987). По данным Ф. Н. Русанова (1961), на одном кусте может быть 335 плодов. Форма овальная, суживающаяся

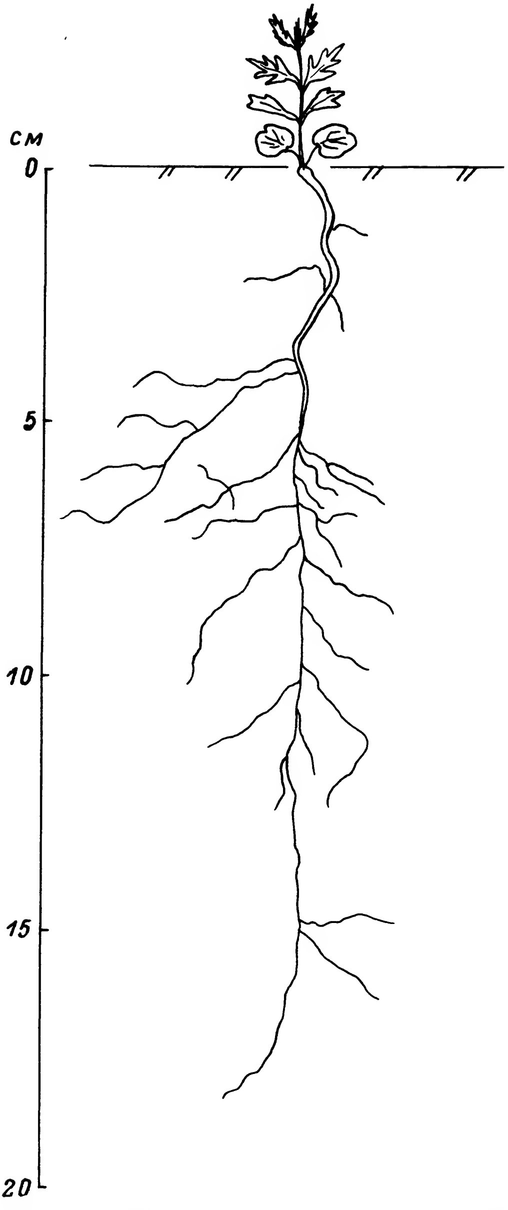


Рис. 1. Корневая система ювенильной особи недзвецкии семиреченской в природе.

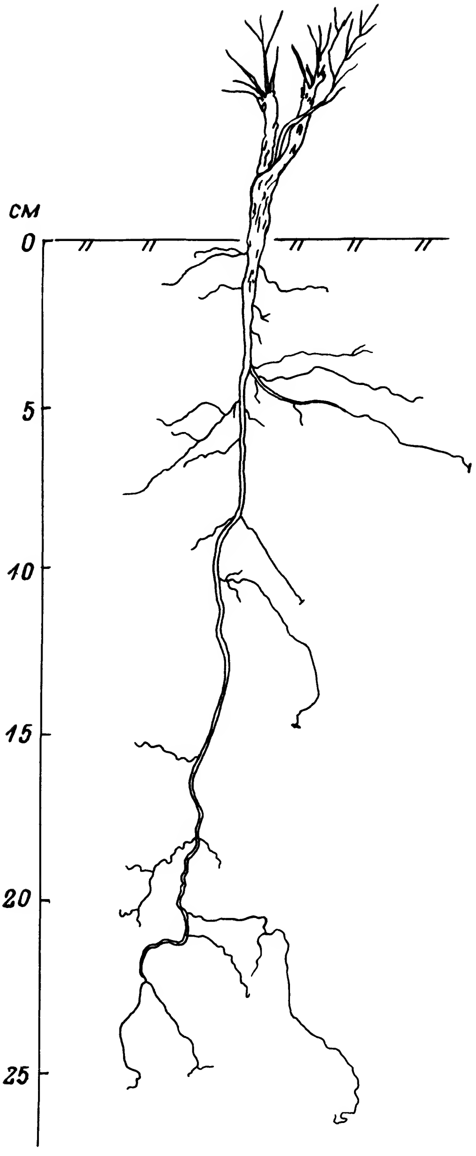


Рис. 2. Корневая система виргинильной особи недзвецкии семиреченской в природе.

к вершине, с 6 крыловидными выростами, края которых мелко зазубрены, длина 2—4 см, ширина 2.0—3.5 см. Для данного вида отмечено большое разнообразие плодов по их морфологии и величине. Такая изменчивость не имеет ярко выраженной функциональности (Русанов, 1961). Вскрывание сутуральное (по шву) неполное, от вершины к основанию. Распространение плодов осуществляется анемохорно, гидрохорно и автохорно. Семена плоские, с морщинистой поверхностью, с крупным прямым зародышем. Число их зависит от размеров коробочки и колеблется от 6 до 24 штук. Семена в лабораторных условиях не теряют всхожести в течение трех лет (Русанов, 1961). В природных условиях семена проходят естественную стратификацию и прорастают весной, обычно в начале мая.

Тип прорастания гипокотилярный. Семядоли зеленые, почковидные, с выемчатой верхушкой, сочные. Основания черешков сросшиеся. У сформированных проростков длина семядольных листьев до 0.4 см, ширина — 0.5 см. Длина гипокотиля 0.8 см, зародышевого корня — до 5.5 см. Пластинки первых настоящих листьев могут быть цельными или рассеченными, последующих — всегда рассеченные, в очертании сходные с листьями взрослых растений. Первые метамеры главного побега имеют укороченные междоузлия, но начиная с 5—6-го листа они удлиняются, и побег развивается по безрозеточному типу.

С развертыванием листьев происходит рост и ветвление главного корня до образования боковых корней 2-го порядка. У ювенильных особей с 7 настоящими листьями и высотой около 3 см глубина проникновения главного корня составила 18.2 см, длина боковых ответвлений 1-го порядка до 5.6 см, 2-го — 1.7 см (рис. 1). Таким образом, листообразование стимулирует формирование боковых корней, а нарастание главного корня протекает не синхронно с линейным ростом главного побега. Такое явление характерно для ксероморфных полукустарников.

Семядольные листья опадают в конце мая. В это же время из пазушных почек нижних настоящих листьев развиваются боковые побеги обогащения. Прирост их незначителен и к осени составляет около 0.5 см. В конце вегетационного периода на побеге высотой 8—10 см развиваются до 15 листьев. Эти морфологические изменения характеризуют переход растения в имматурное возрастное состояние, которым заканчивается первый год вегетации.

У надземного побега отмирает только верхняя часть. На нижней части закладываются почки побегов возобновления, она одревесневает. После перезимовки из почек развиваются побеги, и надземная сфера становится многопобеговой. Виргинильное возрастное состояние длится до 8 лет. Морфологические изменения проявляются в увеличении числа вегетативных побегов (до 15) и их высоты (до 12.0 см), разрастании базальной части. Корневая система стержневого типа с боковыми ответвлениями до 2-го порядка. У виргинильного растения (3—4-й год жизни) глубина проникновения главного корня составила более 25 см. Длина боковых корней 1-го порядка достигала 6 см, 2-го — 1 см (рис. 2).

У прегенеративных особей с 7 вегетативными побегами высотой до 12 см главный корень проникает в грунт на глубину до 75 см. В базальной части на протяжении 7—8 см он уже слегка утолщен до 0.5—0.8 см в диам. в верхней части, ниже резко сужается. Ветвление наиболее интенсивное в верхней части до глубины 16—17 см. Здесь образуются 3—4 крупных боковых корня 1-го порядка длиной до 28—30 см с ответвлениями 2-го порядка длиной до 12 см. Ветвление идет до образования боковых корней 3-го порядка длиной не более 1.2 см. Глубже ветвление резко ослабевает, длина отдельных боковых корней 1-го порядка едва достигает 12—15 см. Ответвления 2-го порядка почти не образуются. Боковые корни часто утолщены и серповидно изогнуты. В области окончания главный корень образует мелкие ломкие ответвления (рис. 3).

Генеративный период наиболее продолжительный в жизненном цикле недзвецкии семиреченской. Генеративные побеги характеризуются моноцикличностью, монокарпичностью и симподиальным возобновлением. Они неспециализированного типа. Соцветие простое, брактеозное, нарастает моноподиально, открытого типа, т. е. заложение и распускание цветов происходит акропетально. Хорошо выражена цветоносная зона. В структуре генеративной особи имеются также и вегетативные побеги. С возрастом соотношение этих типов побегов изменяется. Так, если у особей, цветущих впервые, насчитывалось 1 генеративный и 5 вегетативных побегов, то у средневозрастных генеративных отношение достигало соответственно 104 и 32.

У молодых генеративных особей с 5 генеративными и 17 вегетативными побегами высотой до 22 см (рис. 4) главный корень проникает в почву на глубину до 94 см. Базальная часть его до глубины 10—12 см размочалена, но отделения

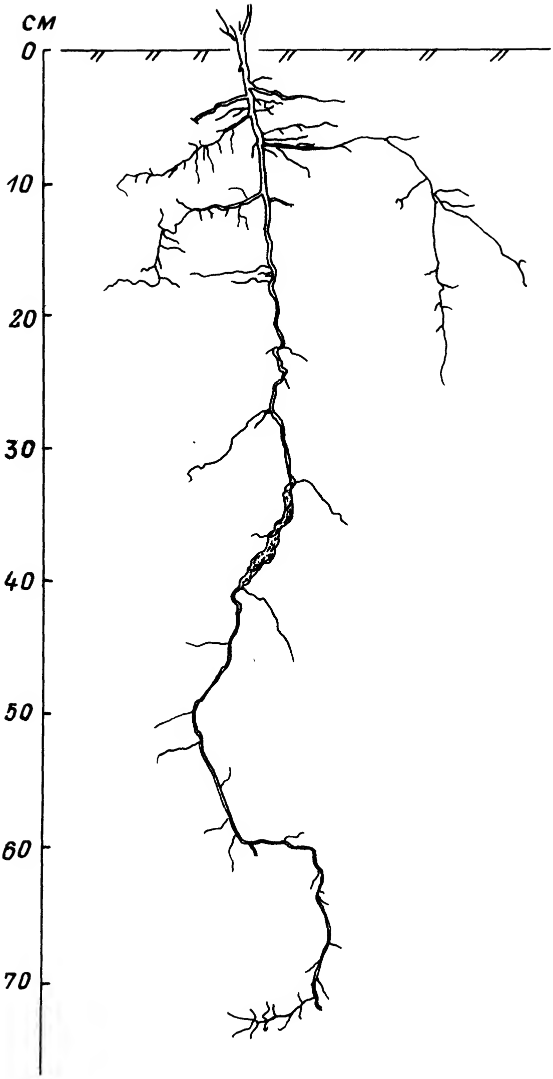


Рис. 3. Корневая система прегенеративной особи недзвецкии семиреченской в природе.

(партикуляции) кустов не происходит. Диаметр главного корня в области корневой шейки 2.0—2.5 см, на глубине 10—12 см — 1.2 см, в солонцовом горизонте — 0.4 см, в области окончания — 0.2 см. Ветвление более обильно в верхнем гумусовом горизонте почвы. Здесь на глубине 6—16 см имеется до 5—6 крупных боковых корней 1-го порядка длиной до 60 см, 10—12 среднеразвитых боковых корней длиной до 20—25 см и масса мелких дополнительных боковых корней, которые местами располагаются даже пучками по 3—5 и дают слабые мелкие ответвления 2-го порядка. Базальные крупные боковые корни направлены полого вниз, ветвление изредка достигает образования боковых корней 4-го порядка длиной до 2 см. Длина боковых ответвлений 2-го порядка до 20 см, 3-го — 10 см. Среднеразвитые и дополнительные боковые корни 1-го порядка направлены преимущественно горизонтально.

В солонцовом горизонте ветвление ослабевает, главный корень становится мелкоизвилистым, часто петлевидно скручен. Длина наиболее крупных боковых ответвлений 1-го порядка не превышает 15 см, 2-го — 2 см. Ответвления 3-го порядка очень редки, они мелкие, длиной не более 0.5 см.

С глубины 72 см грунт рыхлый и главный корень дает 4—5 равноценных боковых ответвлений, которые растут параллельно главному корню вертикально вниз и наравне с ним достигают глубины 94 см.

У предсенильных особей происходит снижение числа как генеративных, так и вегетативных побегов, утолщение базальной части корня, увеличение глубины проникновения и порядка ветвления главного корня, который углубляется в грунт до 150 см. Диаметр его в области корневой шейки достигает 5.5—6.0 см, на глубине 10 см — 4 см, 15 см — 3 см, затем резко сужается до 1.0—1.2 см. Ветвление более интенсивное в базальной части. Здесь в горизонте A_2 имеется до 6—7 крупных боковых ответвлений 1-го порядка длиной до 106 см. Они полого направлены вниз и часто не проникают глубоко в солонцовый горизонт, а в каменистых местах располагаются в мелкоземе, заполняющем трещины, или между плитами скальных пород. Ветвление этих корней очень слабое в базальной и средней частях и усиливается в нижней части. Здесь длина ответвлений 2-го порядка достигает 30 см, 3-го — 20 см,

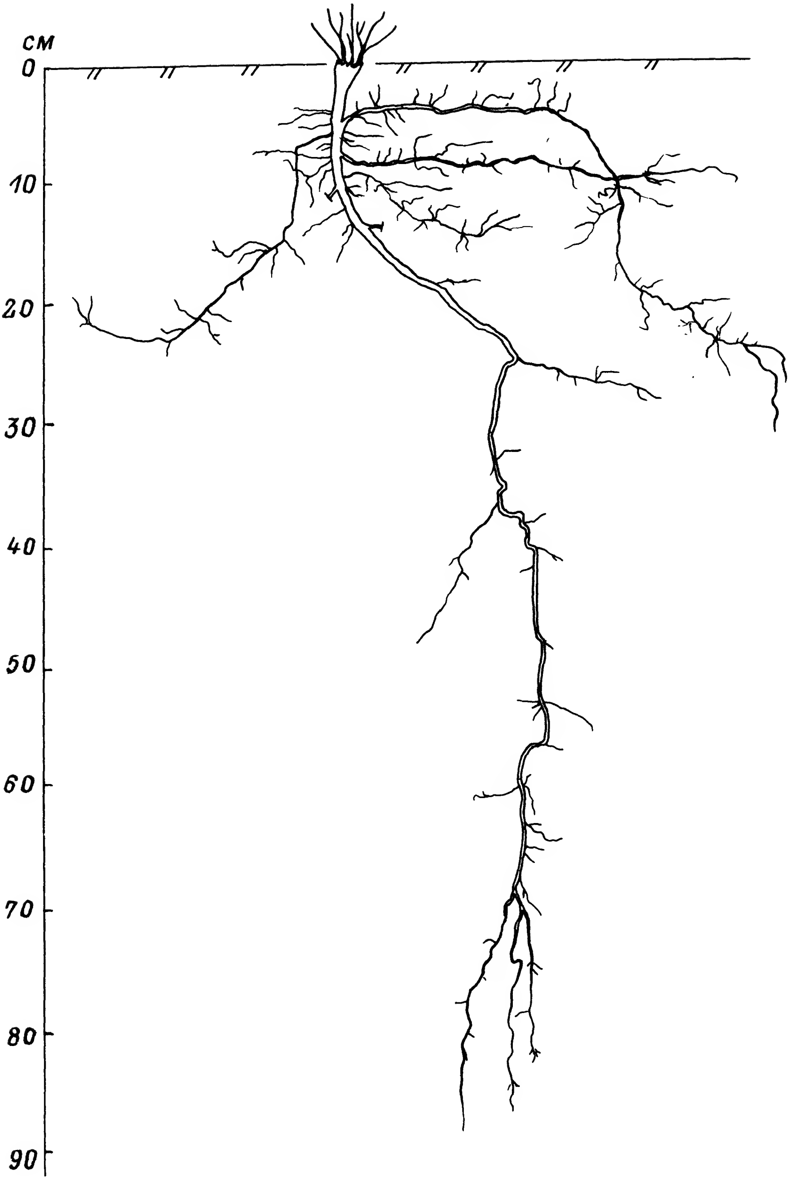


Рис. 4. Корневая система генеративной особи недзвецкии семиреченской в природе.

4-го — 5 см, изредка образуются ответвления и 5-го порядка длиной до 0.8 см.

Глубже 20—25 см ветвление главного корня резко ослабевает и вновь несколько усиливается глубже 100—105 см. Но боковые корни здесь образуются в меньшем количестве, длина их не превышает 55—60 см, ответвления 2-го порядка на них 7—8 см, 3-го —0.8 см.

Нами в 1984—1988 гг. было проведено первичное испытание в культуре недзвецкии семиреченской в зоне сухих степей предгорий Заилийского Алатау в окрестностях пос. Бурундай (при поливе). Климат района характеризуется засушливостью и значительными суточными и годовыми колебаниями температуры воздуха и почвы. Сумма положительных температур составляет 3100°, годовая сумма осадков — 400—450 мм. Продолжительность безморозного периода 140—160 дней, в конце апреля—начале мая отмечены возвратные поздневесенние заморозки, в конце сентября — раннеосенние заморозки. Снежный покров неустойчив, средняя его высота за зиму — 15—30 см. Сход снежного покрова отмечен в конце марта. Почвы опытного участка глубокосолончаковые сероземы, светлосуглинистые, гидроморфные, по структуре непрочные, комковатые, при поливе образуют корку. Грунтовые воды залегают на глубине 10 м. Почвы характеризуются сравнительно небольшой (около 20 см) мощностью гумусового горизонта, наличием сверху слоистой корочки (0—5 см). Гумусовый горизонт (5—20 см) серый, уплотненный комковато-пылеватый, тяжелосуглинистый. Сероземы малокарбонатные (CO_2 карбонатов в верхних горизонтах не превышает 2—3 %), содержание азота низкое (0.1—0.13 %), плотный остаток не превышает 0.1—0.15 %.

Зрелые коробочки были собраны с мест естественного произрастания. Посев производили цельными коробочками и семенами. Полевая всхожесть семян была ниже, чем при посеве коробочками.

Всходы обычно появляются в конце апреля—начале мая. Первые настоящие листья также характеризуются поливариантностью пластинок — от цельных до рассеченных. Вследствие слабого развития междоузлий вначале побег развивается по розеточному типу, затем междоузлия удлиняются и в дальнейшем происходит рост главного побега. В конце мая, обычно после развертывания на побеге 6—7-й пары листьев, в пазухах нижних листьев начинается рост побегов обогащения. Таким образом, при моноподиальном нарастании главного побега начинается его ветвление, что характеризует переход в имматурное возрастное состояние. При этом могут еще сохраняться семядольные листья, засыхающие и опадающие у некоторых особей только в середине июня.

В условиях культуры для недзвецкии семиреченской характерен ускоренный темп развития, и уже в первый год жизни растения вступают в генеративный период, чего не происходит в условиях естественного произрастания.

Начало бутонизации приходится на вторую декаду июня, цветение — на июль. Одновременно с цветением происходит образование и рост побегов обогащения. Так, при высоте главного побега, достигающего у некоторых растений 45 см, побеги обогащения 1-го порядка, образовавшиеся в пазухах первой пары листьев, имели длину до 25 см, второй пары — до 15 см, третьей — до 8 см. В свою очередь, на самом нижнем побеге первого порядка развились побеги обогащения 2-го порядка длиной до 3 см.

В конце цветения отношение флоральной зоны главного генеративного побега к субфлоральной составило 2 : 3, на побегах обогащения 1-го порядка — 1 : 2, 2-го порядка — 1 : 5. Зона индукции располагалась на высоте 2.0—3.5 см от поверхности почвы.

После окончания цветения главного побега его рост прекращается, но рост побегов обогащения усиливается и это увеличивает продолжительность периода цветения, что также не наблюдается в условиях естественного произрастания. Начало плодоношения на главном побеге происходит одновременно с цветением последних (верхних) цветков в его соцветии, а созревание плодов заканчивается в октябре. Побеги обогащения 1-го порядка зацветают в начале октября, но плоды на них обычно не завязываются. Процент плодообразования очень низок, на одном растении обычно созревают 1—3 коробочки.

В конце вегетации растение первого года жизни имеет форму куста с приподнимающимися побегами. Высота главного побега до 30 см, его диаметр в базальной части — до 2 мм. Побеги обогащения 1-го порядка, развившиеся в пазухах первых листьев, имели бóльшую длину, чем главный побег — от 42 до 43.5 см. Длина побегов в пазухах вышерасположенных листьев уменьшается в акропетальном направлении и колеблется от 37.5 до 2.5 см. На нижних побегах образуются побеги 2-го порядка длиной до 18.5 см. Корневая система стержневого

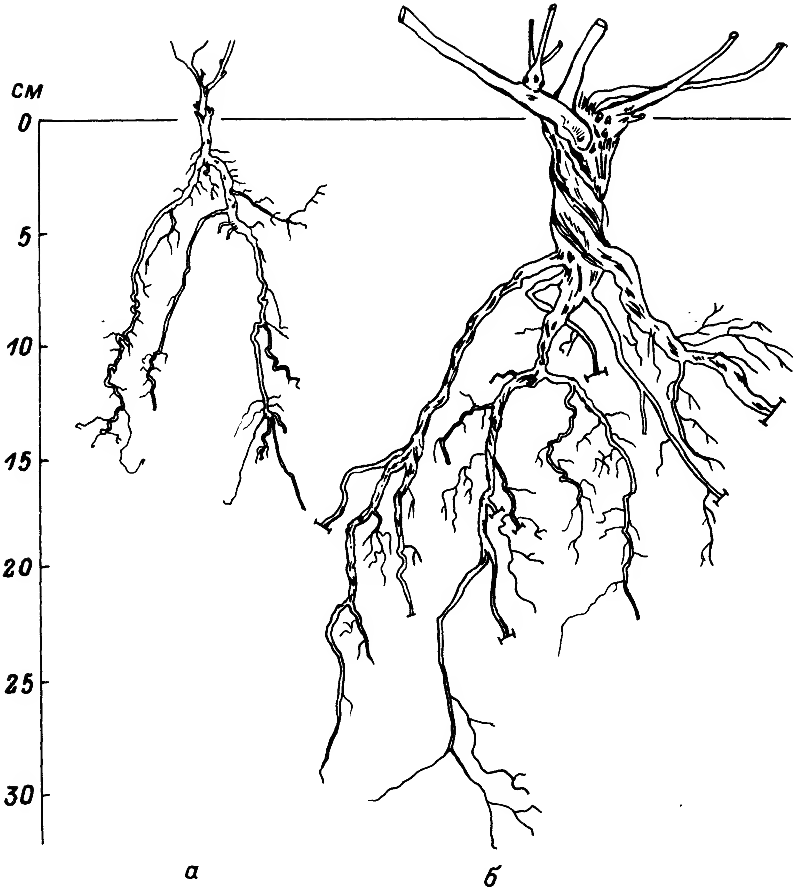


Рис. 5. Корневая система недзвецкии семиреченской в культуре.
а — первый год вегетации, *б* — третий год вегетации.

типа, главный корень проникает в почву на глубину до 17 см, ветвление его идет до образования боковых корней 3-го порядка. Длина боковых корней 1-го порядка до 16 см, 2-го — до 3, 3-го — до 1 см (рис. 5, *а*).

В конце вегетационного периода (сентябрь—октябрь) базальные части главного и нижних побегов обогащения 1-го порядка одревесневают и на них закладываются почки возобновления в виде едва различимых бугорков. В ноябре верхняя часть куста полностью засыхает и растение уходит в зимний покой.

Почки возобновления у двулетних растений трогаются в рост в конце марта. Они закрытого типа, защищены кожистыми катафиллами, коричневого цвета. В момент раскрытия высота почки 0.2 см, диаметр — 0.18 см. При дальнейшем развитии ее размеры увеличиваются до 0.5 см по высоте и до 0.35 см в диаметре. В это время в почке содержится слабо дифференцированный укороченный побег с 14—18 листовыми зачатками бледно-зеленого цвета и фиолетовой окантовкой. Из этих почек развиваются генеративные побеги. Позже, в середине апреля, трогаются в рост почки, дающие начало вегетативным побегам.

Обычно в структуре надземной сферы генеративной особи имеются 3 типа побегов. Это, во-первых, генеративные неспециализированные побеги, ветвящиеся до побегов обогащения 3-го порядка и находящиеся в наибольшем количестве. Так, у трехлетней особи в среднем их насчитывается до 30 на одно растение, высотой в фазу цветения до 50 см и диаметром у основания до 0.3 см. Во-вторых,

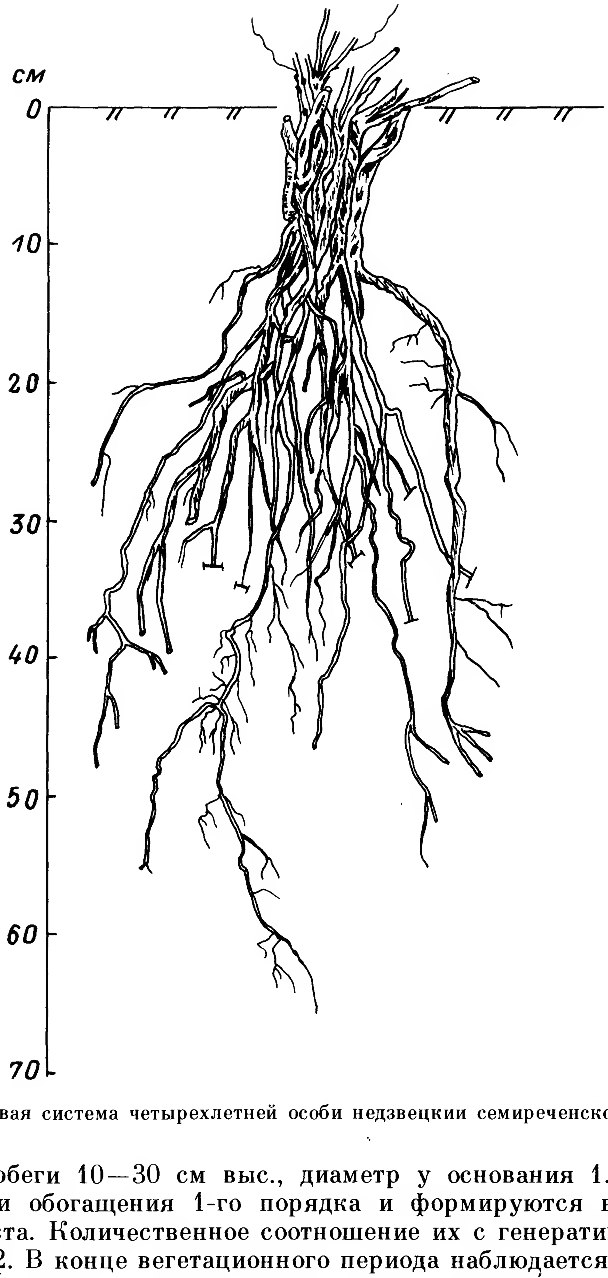


Рис. 6. Корневая система четырехлетней особи недзвецкии семиреченской в культуре.

вегетативные побеги 10—30 см выс., диаметр у основания 1.0—1.5 мм. Они образуют побеги обогащения 1-го порядка и формируются в нижней части у основания куста. Количественное соотношение их с генеративными побегами составляет 1 : 12. В конце вегетационного периода наблюдается также развитие пролептических побегов из почек возобновления, заложенных в год вегетации. Они слабо развиты, с укороченными междоузлиями.

В последующие годы вегетации происходит увеличение высоты и числа побегов, порядка их ветвления, числа цветков на побегах и, как следствие этого, числа плодов. Фенологические фазы наступают в более ранние сроки и продолжительность их короче. Заметные возрастные изменения происходят и в подземной сфере. Увеличивается глубина проникновения главного корня, степень ветвления. Уже у двулетних особей базальная часть корня скручивается, начинается шелушение покровной ткани. Главный корень проникает в почву на глубину до 32 см, ветвление происходит до образования боковых ответвлений 4-го

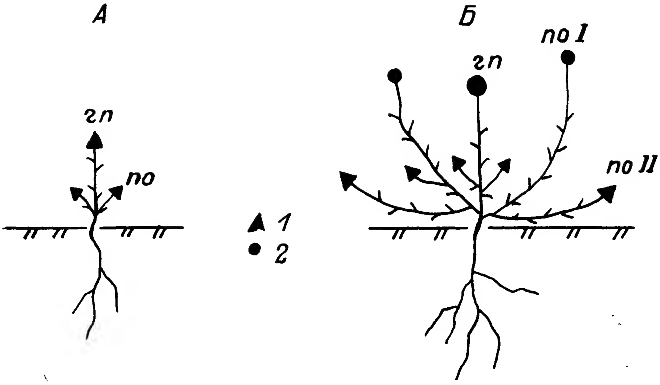


Рис. 7. Схема структуры надземной части однолетней особи недзвецкии семиреченской в природе (*А*) и культуре (*Б*).

гп — главный побег, *по* — побег обогащения первого (*по I*), второго (*по II*) порядков. *1* — вегетативный побег, *2* — генеративный побег.

порядка. Боковые корни 1-го порядка не уступают главному корню по толщине, длина достигает 28 см, 2-го порядка — 8, 3-го — 2, 4-го — 0.3 см. По сравнению с первым годом жизни в 4—5 раз увеличивается интенсивность образования боковых корней 1-го порядка на главном корне.

В трехлетнем возрасте начинается партикуляция. Главный корень скручивается, базальные боковые ответвления начинают отмирать. Длина функционирующих боковых корней 1-го порядка до 23 см, они ветвятся до образования корней 3-го порядка. Длина боковых корней 2-го порядка до 7 см, 3-го — 2 см (рис. 5, *б*).

Растение четвертого года жизни распадается на отдельные партикулы, большая часть из которых отмирает. Подземная сфера жизнеспособной партикулы представлена отдельным тяжем главного корня длиной до 57 см и ветвящимся до образования боковых корней 4-го порядка. Увеличение длины боковых корней не происходит (рис. 6).

При анализе структуры особей в природе и культуре было обращено внимание на морфологические отличия надземной сферы разновозрастных растений.

У однолетних растений в естественных местообитаниях формируется один прямостоячий вегетативный побег, редко со слаборазвитыми побегами обогаще-

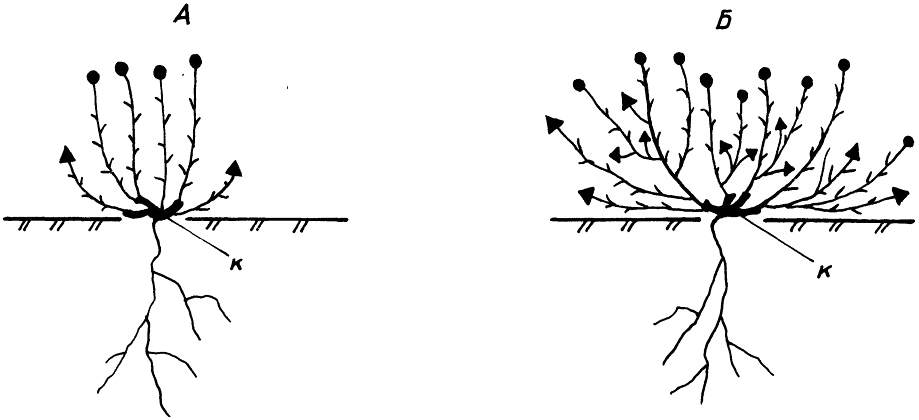


Рис. 8. Схема структуры надземной части генеративной особи недзвецкии семиреченской в природе (*А*) и культуре (*Б*).

к — каудекс. Остальные обозначения те же, что и на рис. 7.

ния 1-го порядка, развивающимися только из пазушных почек первой пары листьев. У растений того же возраста в культуре главный побег развивается как генеративный, ветвится до образования побегов обогащения 2-го порядка. В начале рост главного побега происходит ортотропно, но после формирования побега обогащения растение приобретает кустистую форму с лежащими приподнимающимися побегами (рис. 7).

В естественных местообитаниях генеративные особи многопобеговые, неветвящиеся, прямостоячие. В условиях культуры они также многопобеговые, но ветвящиеся до образования побегов обогащения 3-го порядка, благодаря чему имеют кустистую, полегающую форму с приподнимающимися побегами (рис. 8). У дикорастущих особей ярко выражена степень апикального доминирования. В природе нами были отмечены ветвящиеся формы недзвецкии семиреченской, у которых вследствие скусывания верхушек побегов (декапитации) овцами при весеннем выпасе снималось апикальное доминирование, что приводило к развитию побегов обогащения в базипетальной последовательности. В условиях культуры ослабление степени апикального доминирования отмечено в процессе роста главного побега при переходе верхушечной почки к перфлоральному состоянию. Развитие побегов обогащения в этих условиях происходит в акропетальном направлении.

Распространение на ограниченной территории в зоне интенсивного ведения экстенсивного отгонного животноводческого хозяйства вызывает опасность полного исчезновения вида, поскольку он хотя и неохотно, но поедается овцами, особенно в засушливые годы, когда низка продуктивность естественных пастбищных угодий. Узколокальное распространение позволяет произвести сбор семян во всех местах произрастания для сохранения всего генофонда этого уникального реликтового вида в условиях культуры. Недзвецкия семиреченская обладает высокой экологической пластичностью, зимостойкостью, отзывчива на агротехнические мероприятия. В условиях культуры характеризуется высокой степенью ветвления и растянутым периодом цветения. Высокая экологическая пластичность вида, декоративные качества, возможность использования на срез позволяют успешно вводить недзвецкию семиреченскую в культуру в самых разнообразных условиях южных регионов нашей страны.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Байтулин И. О., Винтерголлер Б. А. Эколого-ценотические особенности и охрана *Niedzwedzkia semiretschenskia* B. Fedtsch. в Чу-Илийских горах // Ботанические исследования в Казахстане. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1988. С. 6. — *Быков Б. А.* Ареалы некоторых эндемов Казахстана // Ботан. материалы гербария Ин-та ботаники АН КазССР. 1966. Вып. 4. С. 3—15. — *Васильченко И. Т.* О систематическом положении рода *Niedzwedzkia* B. Fedtsch. // Бот. материалы гербария БИН АН СССР. 1957. Т. 18. С. 219—224. — *Голубев В. Н.* О месте полукустарников в ряду жизненных форм от деревьев к травам // Бюл. Гл. ботан. сада. 1960. Вып. 36. С. 71—77. — *Левина Р. Е.* Морфология и экология плодов. Л.: Наука, 1987. 158 с. — *Ляшенко Н. В.* Опыт интродукции недзвецкии семиреченской в Центральном ботаническом саду АН КазССР // Изв. АН КазССР. 1974. № 5. С. 32—36. — *Павлов Н. В.* Эндемичные и реликтовые растения Казахстана // Ботаника Казахстана. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1959. С. 19—28. — *Попов М. Г.* Основные периоды формообразования и иммиграции во флоре Средней Азии в век антофитов и реликтовые типы этой флоры // Проблемы реликтов во флоре СССР: Тез. совещ. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938. Вып. 1. С. 10—26. — *Русанов Ф. Н.* Недзведския в культуре // Цветоводство. 1960. № 11. С. 34. — *Русанов Ф. Н.* Изменчивость плодов Недзведской и некоторые моменты биологии ее раннего возраста // Тр. Ташкент. ун-та. 1961. Вып. 187. С. 140—148. — *Сикура И. И.* Особенности онтогенеза недзвецкии семиреченской в условиях прибрежной лесостепи Украины // Рекомендации. Онтогенез высших цветковых растений. Киев: Наук. думка, 1989. С. 127—129. — *Уварова Е. И.* К биологии цветения недзвецкии семиреченской в условиях культуры // Интродукция растений природной флоры Казахстана. Алма-Ата:

Изд-во АН КазССР, 1984. С. 66—71. — *Федченко Б. А.* Заметки о новых и редких растениях // Изв. Сибир. ботан. сада. 1915. Т. 15, вып. 4. С. 1—6. — *Фисюн В. В.* Материалы по систематике и экологии недзвецкии семиреченской // Ботан. материалы гербария Ин-та ботаники АН КазССР. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1982. С. 49—57.

Институт ботаники
АН Казахской ССР,
Алма-Ата.

Получено 5 VI 1990.

УДК 582.998.(571)

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 2

Л. П. Есипенко

О БИОЛОГИИ И РАСПРОСТРАНЕНИИ *AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA* (*ASTERACEAE*) В УСЛОВИЯХ ПРИМОРСКОГО КРАЯ

L. P. ESIPENKO. ON THE BIOLOGY AND DISTRIBUTION OF *AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA* (*ASTERACEAE*) IN THE PRIMORYE TERRITORY

Приводятся сведения о биологических особенностях *Ambrosia artemisiifolia*, способствующих расселению этого сорняка в Приморском крае.

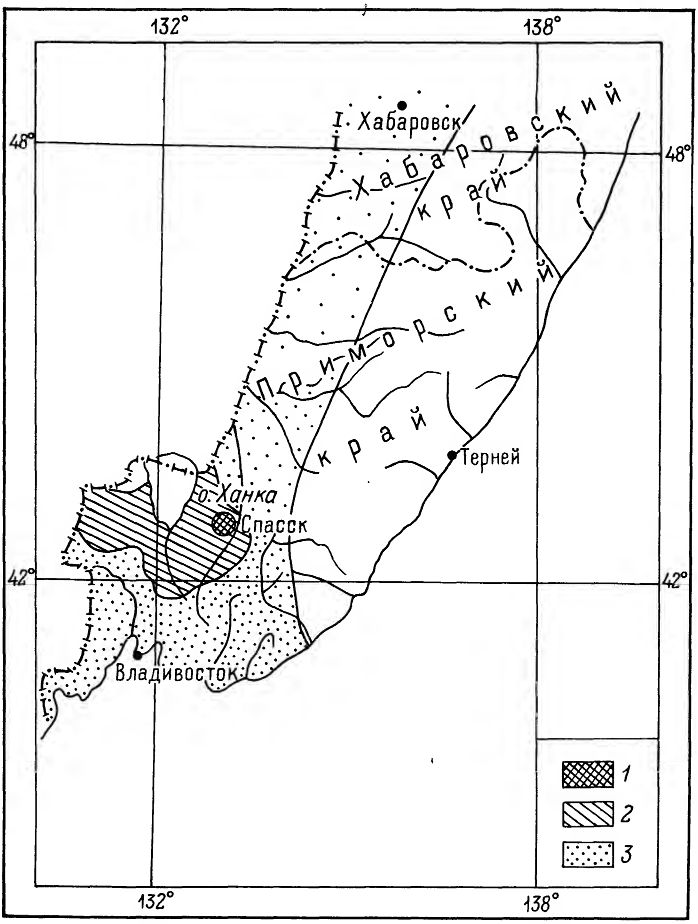
Завоз растительных продуктов из одних регионов земного шара в другие сопряжен с появлением иноземных сорняков. В новых природно-климатических условиях существования одни из них погибают, другие, наоборот, через некоторое время становятся обитателями нового региона. Известны классические примеры заселения новых районов адвентивными растениями такими, как *Opuntia ficus-indica* (L.) Miller в Южной Африке (Annecke, Moran, 1978), *Lantana camara* L. в Южной Африке (Суитмен, 1964), *Tribulus terrestris* L. в США (Maddox, Andres, 1979).

Сравнительно богаты адвентивными сорняками территории, граничащие с морскими портами. За последние 10 лет в Приморский край завезено 30 видов сорняков, из них 10 являются карантинными объектами. Наибольший экономический ущерб наносит *Ambrosia artemisiifolia* L. — рудеральный сорняк американского происхождения. Он встречается в Мексике, Аргентине, Боливии, Парагвае, на островах Куба, Гваделупа и Мартиника; в Европу проник в 1873 г. и расселился на всей территории (Протопопова, 1973). В пределах Советского Союза *A. artemisiifolia* впервые обнаружена С. Г. Колмаковым в 1918 г. около г. Ставрополя (Васильев, 1959).

В настоящее время *A. artemisiifolia* распространена во всех южных районах европейской части СССР, а также в Азербайджане (Дмитриева, 1966), Узбекистане (Поляков, 1967) и Приморском крае. Первые сведения о появлении сорняка в Приморском крае приведены В. Н. Ворошиловым (1966), а затем В. А. Недолужко (1984). По данным Приморской пограничной государственной инспекции по карантину растений МСХ СССР, *A. artemisiifolia* в этот регион попала в 1959—1960 гг. Первые очаги сорняка были обнаружены в Спасском р-не в 1963 г. в посевах сои. В южных районах края (Шкотовском и Надеждинском) растение появилось в 1970 г., где встречается вдоль дорог или локальными участками. Основные площади, занимаемые этим сорняком, находятся в центральной части Приморья (Ханкайский, Хорольский, Черниговский и Спасский районы) (см. рисунок). В 1986 г. сорняк обнаружен в районе Второй речки г. Владивостока.

В нашу задачу входило изучение биологии *A. artemisiifolia* и её распространения в условиях Приморского края.

Распространение сорняка в новых природно-климатических условиях идет очень активно. Отсутствие естественных врагов у завезенного сорняка, а именно



Распространение *Ambrosia artemisiifolia* в Приморском и Хабаровском краях.

1 — место обнаружения *A. artemisiifolia* в Приморском крае; *2* — основные площади, занятые *A. artemisiifolia*; *3* — локальное распространение *A. artemisiifolia*.

фитофагов и патогенной микрофлоры, в значительной мере повышают конкурентную способность этого вида. Как показали исследования А. В. Благовещенского (1966), устойчивости амброзии способствуют также высокие уровни окислительно-восстановительных реакций, в которых участвует фермент каталаза. Присутствие активного фермента в тканях растения активизирует метаболизм сорняка в новых условиях и позволяет ему быстро осваивать новые районы. Высокий уровень каталитической активности каталазы обусловлен тем, что представители трибы *Ambrosieae* (*A. artemisiifolia*, *A. psilostachya* DC., *A. trifida* L.) являются филогенетическими молодыми, с широким ареалом, так как они появились в плейстоцене (Комаров, 1961; Bassett, Terasmae, 1962). Примером освоения этим сорняком новых северных территорий является Хабаровский край, где *A. artemisiifolia* была обнаружена впервые в 1973 г. (Нечаев, Нечаев, 1973), а в настоящее время она распространилась в 4 районах, 11 хозяйствах края и занимает общую территорию в 245 га. Осваивая новые площади, сорняк появляется первоначально в нарушенных растительных сообществах или в посевах сельскохозяйственных культур, оказывая на них угнетающее действие, что приводит к значительному снижению продуктивности растений.

Для изучения влияния *A. artemisiifolia* на возделываемые в крае сельскохозяйственные культуры нами были проведены опыты по выявлению аллелопатической активности сорняка. С этой целью в чашке Петри помещали стратифицированные семянки сорняка, которые чередовали в первом опыте с зерновками овса и во втором — с семенами сои. Перед закладкой опытов была проверена всхожесть, которая составила для амброзии 90 %, для овса — 90 % и для сои — 83 %. В каждую чашку помещали по 25 испытуемых диаспор, называемых в дальнейшем семенами. Повторность опытов 10-кратная. Температура в экспериментальном боксе поддерживалась в пределах 26 °С. Наблюдения проводили каждый день, подсчитывая число проросших семян. Длительность эксперимента 6 дней. На основании этих исследований было установлено, что аллелопатическая активность семян *A. artemisiifolia* оказывает влияние на семена сои и овса, значительно задерживая их развитие. Более сильное токсическое действие проростки *A. artemisiifolia* оказывали на сою, снижая всхожесть ее семян до 24 %, овса — до 52 %.

В условиях теплицы были также проверены ингибиторные свойства целого растения *A. artemisiifolia* на рост сои. Для этого сою выращивали в горшках вместе с сорняком и как контроль отдельно от нее. При совместном выращивании растений соя значительно отставала в росте. Так, опытные растения в высоту достигали $x = 25 \pm 1.1$ см, в контроле $x = 35 \pm 1.9$ см. Листовая поверхность сои при совместном выращивании была бледно-зеленого цвета. Контрольные растения развивались нормально и их внешний вид резко отличался от испытуемых растений. Цветение контрольных растений сои наступило на 7 дней раньше, чем при выращивании с амброзией. На этой фазе развития (цветение) опыт был прекращен. Известно, что при 26-дневном выращивании сои с амброзией урожай сои составил 38 % от контроля (Coble et al., 1981). Биохимическими исследованиями установлено, что растение *A. artemisiifolia* интенсивно синтезирует хлорогеновую, изохлорогеновую кислоты и различные эфирные масла — вещества, подавляющие рост многих растений (Райс, 1978).

Наблюдая за биологией развития *A. artemisiifolia* в условиях центральной части Приморья, мы установили, что развитие сорняка проходит по двум типам: полному и сокращенному. Эти типы развития зависят от условий, в которых произрастает в конкретный момент *A. artemisiifolia*. Схема типа развития *A. artemisiifolia* в Приморском крае сходна с таковой в природных условиях Американского континента (Pickett, Baskin, 1973).

Полный тип развития наблюдается на пахотных землях и особенно характерен на соевых полях. К моменту появления всходов сои у *A. artemisiifolia* уже развита пара настоящих листьев. В этот период сорняк замедляет рост вегетативной массы и наращивает корневую систему, интенсивно угнетая всходы сои. После 10—15 июня у амброзии начинается быстрый прирост вегетативной массы и к середине августа она вступает в генеративную стадию. Появление цветочной пыльцы в потоках воздушных масс в условиях повышенной влажности и высокой температуры вызывает массовые аллергические заболевания у людей в близлежащих к очагам *A. artemisiifolia* населенных пунктах. Созревание семян наступает к середине сентября. Весь цикл развития *A. artemisiifolia* в условиях центральных районов Приморского края проходит за 150 дней. За это время сорняк достигает в высоту до 160 см, значительно возвышаясь над посевами сои. Продуктивность семян одного растения составляет до 3000, средняя — 500—700 семян. В южных районах европейской части страны растения *A. artemisiifolia* могут достигать высоты до 180 см, а семенная продуктивность — до 30—40 тыс. семян при длительности вегетационного периода до 170 дней (Марьюшкина, 1986).

Сокращенный тип развития *A. artemisiifolia* наблюдается на задерненных участках, где семена прогреваются очень медленно из-за недостатка тепла и света. Однако, несмотря на поздние всходы (июнь), *A. artemisiifolia* успевает полностью сформироваться и зацвести к середине августа одновременно с растениями, развивающимися в благоприятных условиях. Вегетационный период у этих растений длится 120—130 дней. Растения достигают высоты 50—60 см, хотя чаще они могут иметь высоту лишь 20—30 см, а плодовитость их составляет в среднем 50—70 семян на одно растение.

Несмотря на большую экологическую амплитуду *A. artemisiifolia*, позволяющую ей расселяться на новых территориях в крае, она может вытесняться из мест произрастания под действием «фитоценотического процесса» многолетних трав. В нарушенном естественном фитоценозе в первую очередь появляются однолетние травы: *Echinochloa crusgalii* (L.) Beauv., *Setaria glauca* (L.) Beauv. Появление перечисленных видов-спутников указывает о возможности поселения *Ambrosia artemisiifolia* на этом участке в течение 2—3 ближайших лет. Виды-спутники и *A. artemisiifolia* находятся между собой в слабо ценотических взаимоотношениях. Через 3—4 года начинается процесс задернения, в этом сообществе преобладают многолетники: *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Artemisia rubripes* Nakai, *A. stolonifera* (Maxim.) Kom., *A. vulgaris* L., *Geum allepicum* Jacq., *Arctium tomentosum* Mill., *Achillea asiatica* Serg.

Многолетники вытесняют однолетники вместе с амброзией приблизительно через 5 лет. Однако это не является гарантией ее полного исчезновения, так как семена сорняка обладают высокой жизненной стойкостью и могут сохраняться в почве до 7 лет (Марьюшкина, 1986). При малейшем нарушении естественного покрова семена прорастают и *Ambrosia artemisiifolia* вновь появляется на ранее заселенных участках.

Таким образом, *A. artemisiifolia*, обладая высокой жизнестойкостью, за сравнительно короткий срок расселилась в широком диапазоне природно-климатических условий Приморского края.

Дальнейшее выявление особенностей *A. artemisiifolia* и изучение ее развития в условиях Приморья позволят разработать более эффективные методы борьбы с этим карантинным сорняком.

Автор выражает благодарность С. С. Харкевичу и В. Ю. Баркалову за помощь в написании данной статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Благовещенский А. В. Биохимическая эволюция цветковых растений. М.: Наука, 1966. 370 с. — *Васильев Д. С.* Некоторые данные о биологии *Ambrosia artemisiifolia* L. // Бот. журн. 1959. Т. 44, № 6. С. 843—846. — *Ворошилов В. Н.* Флора советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1966. 478 с. — *Дмитриева С. И.* Амброзия полыннолистная в северо-западной части Алазано-Авторанской долины Азербайджана // Учен. зап. Азерб. ун-та. Сер. Биол. науки. 1966. № 1. С. 18—23. — *Комаров В. Л.* Происхождение растений. М.: Наука, 1961. 187 с. — *Марьюшкина В. Я.* Амброзия полыннолистная и основы биологической борьбы с ней. Киев.: Наук. думка, 1986. 118 с. — *Недолужко В. А.* Распространение *Ambrosia artemisiifolia* (*Asteraceae*) в Приморском крае // Бот. журн. 1984. Т. 69. С. 527—529. — *Нечаев А. П., Нечаев А. А.* К флоре Нижнего Приамурья // Бюл. Гл. ботан. сада АН СССР. 1973. Вып. 8. С. 48—51. — *Поляков П. П.* Систематика и происхождение сложноцветных. Алма-Ата: Наука, 1967. 336 с. — *Протопопова В. В.* Адвентивні рослини лісостепу і степу України. Киев.: Наук. думка, 1973. 190 с. — *Райс Э.* Аллелопатия. М.: Мир, 1978. 389 с. — *Суитмен Х.* Биологический метод борьбы с вредными насекомыми и сорняками. М.: Колос, 1964. 575 с. — *Annecke D. R., Moran V. C.* Critical reviews of biological pest control in South Africa. The prickly pear, *Opuntia ficus-indica* (L.) Miller // J. Entomol. Soc. South Afr. 1978. Vol. 41, N 2. P. 161—168. — *Bassett I. J., Terasmae J.* Ragweed, *Ambrosia* species in Canada and their history in postglacial time // Can. J. Bot. 1962. Vol. 40, N 1. P. 141—150. — *Coble H. D., Williams F. M., Ritter R. L.* Common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) interference in soybeans (*Glycine max*) // Weed Sc. 1981. Vol. 29, N 3. P. 339—342. — *Maddox D. M., Andres L. A.* Status of puncturevine weevils and their host plant in California // Calif. Agr. 1979. Vol. 33, N 6. P. 7—9. — *Pickett S. T., Baskin J. M.* The role of temperature and light in the germination behavior of *Ambrosia artemisiifolia* // Bull. Torrey Bot. Club. 1973. Vol. 100, N 3. P. 165—170.

Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 14 V 1990.

УДК 581.9 : 582.34(235.225)

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 2

Ц. Цэгмэд

ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ФЛОРЫ ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫХ МХОВ ХАНГАЙСКОГО ГОРНОГО МАССИВА (МНР)

Ts. TSEGMED. THE GEOGRAPHICAL ANALYSIS OF MOSSES OF THE KHANGAI MOUNTAIN MASSIF (MONGOLIA)

При проведении географического анализа 276 видов листостебельных мхов Хангайского горного массива выделены 5 географических элементов: бореальный (31.5 % от всей флоры мхов Хангая), неморальный (15.2 %), арктогорный (28.3 %), горный (13.0 %) и аридный (10.5 %). Большинство мхов (88.4 %) Хангая имеет широкий голарктический тип ареала. Только немногие виды мхов (11.6 %) имеют более ограниченные азиатско-североамериканский, евразиатский и азиатский типы ареала.

Географический анализ позволяет охарактеризовать флору мхов Хангайского горного массива как горно-бореальную с заметным участием аридного элемента.

Закономерности географического распространения мхов на континентах земного шара и особенно в пределах Голарктики издавна привлекают внимание исследователей.

Если раньше считалось, что мелкие споры мхов заносятся ветром беспредельно далеко и в распространении их не наблюдается закономерностей, то в начале XX в., после выхода работы Th. Herzog (1926) по географии мхов Земли, это понимание изменилось. География мхов существенно отличается от географии покрытосеменных растений, хотя их и объединяют некоторые общие биогеографические закономерности. Установлено, что у мохообразных более широкие, чем у покрытосеменных, ареалы распространения эквивалентных таксонов: так, например, ареалы и дизъюнкции видов мхов примерно соответствуют ареалам и дизъюнкциям родов и секций высших сосудистых растений (Herzog, 1926). Закономерности распространения мхов иногда позволяют восстановить некоторые прерванные в настоящее время географические связи у высших сосудистых растений.

Большой вклад в выяснение и обоснование общих закономерностей распространения мхов внес советский бриолог А. С. Лазаренко (1956), который впервые разработал систему классификации географических элементов мхов Северного полушария по широтно-зональному принципу на основе изучения ареалов мхов советского Дальнего Востока. Он выделяет 4 зональных элемента бриофлоры: арктический, бореальный, неморальный и аридный; один элемент высотной зональности — монтанный и два промежуточных — субарктический и арктомонтанный. В пределах географического элемента, по распространению вида, им выделены типы ареалов.

Многие советские бриологи (Улычна, 1955; Шляков, 1961; Маматкулов, 1965, 1975; Партыка, 1966; Ардеева, 1969а, б; Бардунов, 1974; Васильев, 1978; Бардунов, Черданцева, 1982, и др.) при географическом анализе флоры мхов обычно исходят из классификации Лазаренко (1956) с учетом особенностей бриофлоры исследуемых регионов. Так, Р. Н. Шляков (1961) при анализе флоры мхов Хибинских гор выделяет следующие географические элементы: бореальный, гипоарктический, гипоарктически-горный, арктический, арктогорный, горный, неморальный и аридный. Он заменяет субарктический элемент — гипоарктическим, субарктически-горный — гипоарктически-горным и отмечает, что по своему генезису они в значительной степени не сходны.

Л. Я. Партыка (1966) в целях классификации флоры мхов Главной гряды Крымских гор также использует схему Лазаренко с некоторыми дополнениями из А. Н. Окснера (1946) и М. Ф. Макаревича (1963). Она выделяет следующие географические элементы: арктомонтанный, монтанный, бореальный, неморальный, аридный, средиземноморский, евроголарктический и мультирегиональный.

Л. В. Бардунов (1974) исходя из классификации Лазаренко в составе флоры мхов Алтая и Саян признает следующие географические элементы: бореальный, арктоальпийский, неморальный, аридный, гипоарктически-горный и альпийский. Он и вслед за ним А. Н. Васильев (1978) отказались от признания самостоятельного горного (монтанного) элемента, считая, что «монтанные виды скорее экологическая группа, чем зонально-географическая» (Бардунов, 1974:81).

Таким образом, исследователи бриофлоры того или иного региона для классификации географических элементов мхов исходя из принципа классификации Лазаренко учитывают особенности своих исследуемых регионов и проявляют свое понимание характера географических элементов мхов.

Хангайский горный массив, расположенный в зоне контакта бореальной и аридной областей Палеарктики, длительное время развивался в условиях резко континентального климата. Территория горной страны отличается большим природным разнообразием, что в значительной мере определяет видовое богатство флоры, в том числе флоры мхов (Цэгмэд, 1983), и создает известные трудности при ее географическом анализе. При попытке проведения географического анализа для 276 видов из 118 родов и 37 семейств, выявленных в Хангайском горном массиве, мы исходили, как и другие бриологи, из классификации Лазаренко (1956) и считали целесообразным выделить следующие 5 географических элементов: бореальный, неморальный, арктогорный, горный и аридный. Отдельно выделяются космополитные виды. В пределах каждого зонально-географического элемента, учитывая внутризональное распространение видов, выделены типы ареалов (см. таблицу).

Бореальный элемент. Следуя за Лазаренко, под бореальным элементом мы понимаем виды, распространение которых связано с зоной хвойных (таежных) лесов Голарктики. Виды мхов, относящиеся к бореальному элементу, характерны преимущественно для лесов, лесных болот, берегов и ручьев. Большую фитоценотическую роль виды бореального элемента играют в напочвенном покрове в различных типах леса и на болотах. Кроме напочвенного покрова, в лесах Хангайского горного массива бореальные виды произрастают почти на

Географический анализ листостебельных мхов Хангайского горного массива

Географические элементы	Тип ареала	Число видов	Процент
Бореальный	Голарктический	84	30.4
	Азиатско-североамериканский	2	0.7
	Азиатский	1	0.4
	Всего	87	31.5
Неморальный	Голарктический	29	10.5
	Восточно-азиатско-североамериканский	6	2.2
	Евразиатский	1	0.4
	Азиатский	6	2.2
	Всего	42	15.2
Арктогорный	Голарктический	74	26.8
	Азиатско-североамериканский	3	1.1
	Евразиатский	1	0.4
	Всего	78	28.3
Горный	Голарктический	34	12.4
	Азиатско-североамериканский	1	0.4
	Евразиатский	1	0.4
	Всего	36	13.0
Аридный	Голарктический	23	7.9
	Азиатско-североамериканский	4	1.5
	Азиатский	2	0.7
	Всего	29	10.5
	Космополиты	4	1.5
Итого		276	100

всех других лесных экотопах, на стволах, на гнилой древесине, на скалах и камнях.

Бореальный элемент в бриофлоре Хангая представлен наибольшим числом видов — 87 (31.5 %).

Sphagnum girgensohnii Russ.
Sph. capillifolium (Ehrn.) Hedw.
Sph. russowii Warnst.
Sph. squarrosum Crome
Sph. subsecundum Nees.
Sph. teres (Schimp.) Aongstr.
Sph. warnstorfii Russ.
Tetraphis pellucida Hedw.
Polytrichum commune Hedw.
P. formosum Hedw.
P. juniperinum Hedw.
P. longisetum Brid.
P. piliferum Hedw.
P. strictum Brid.
Cynodontium strumiferum (Hedw.) Lindb.
Oncophorus wahlenbergii Brid.
Orthodicranum flagellare (Hedw.) Loeske
Dicranum bonjeanii De Not.
D. brevifolium (Lindb.) Lindb.
D. congestum Brid.
D. majus Turn.
D. fragilifolium Lindb.
D. fuscescens Turn.
D. muehlenbeckii B. S. G.
D. polysetum Sw.
D. scoparium Hedw.
Tayloria splachnoides (Schwaegr.) Hook.
Tetraplodon angustatus B. S. G.
Splachnum ampullaceum Hedw.
Pohlia cruda (Hedw.). Lindb.
P. nutans (Hedw.) Lindb.
P. sphagnicola (B. S. G.) Broth.
Mniobryum wahlenbergii (Web. et Mohr) Jenn.
Bryum algovicum Sendth.
B. caespiticium Hedw.
B. capillare Hedw.
B. lonchocaulon C. Muell.
B. pallens Sw.
B. pseudotriquetrum (Hedw.) Schwaegr.
Rhodobryum roseum (Hedw.) Limpr.
Mnium cinclidioides Hueb.
M. confertidens (Lindb. et Arn.) Kindb.
M. rugicum Laur.
M. medium Hedw.
Aulacomnium palustre (Hedw.) Schwaegr.
Paludella squarrosa (Hedw.) Brid.
Meesia triquetra (Richter) Aongstr.
Bartramia pomiformis Hedw.
Philonotis caespitosa Jur.
Ph. fontana (Hedw.) Brid.
Timmia megapolitana Hedw.
Orthotrichum anomalum Hedw.
Fontinalis antipyretica Hedw.
Climacium dendroides (Hedw.) Web. et Mohr
Neckera oligocarpa Bruch
Myurella tenerrima (Brid.) Lindb.
Helodium blandowii (Web. et Mohr.) Warnst.
H. paludosum (Sull.) Aust.
Cratoneurum filicinum (Hedw.) Spruce
Campylium chrysophyllum (Brid.) J. Lange
C. polygamum (B. S. G.) J. Lange et Jens.
C. stellatum (Hedw.) J. Lange
Leptodictyum kochii (B. S. G.) Warnst.
L. riparium (Hedw.) Warnst.
Drepanocladus aduncus (Hedw.) Warnst.
D. exannulatus (B. S. G.) Warnst.
D. feuitans (Hedw.) Warnst.
D. sendtneri (Schimp.) Warnst.
D. uncinatus (Hedw.) Warnst.
Calliergon cordifolium (Hedw.) Kindb.
C. giganteum (Schimp.) Kindb.
C. richardsonii (Mitt.) Kindb.
C. stramineum (Brid.) Kindb.
Tomenthypnum nitens (Hedw.) Loeske
Brachythecium mildeanum (Schimp.) Schimp.
B. rutabulum (Hedw.) B. S. G.
B. velutinum (Hedw.) B. S. G.
Cirriphyllum piliferum (Hedw.) Grout
Eurhynchium pulchellum (Hedw.) Jenn.
Entodon concinnus (De Not.) Par.
Pleurozium schreberi (Brid.) Mitt.
Pterigynandrum filiforme Hedw.
Hypnum lindbergii Mitt.
H. plicatulum (Lindb.) Jaegr.
Ptilium crista-castrensis (Hedw.) De Not.
Rhytidiadelphus triquetrus (Hedw.) Warnst.
Hylocomium splendens (Hedw.) B. S. G.

Из них два вида — *Helodium paludosum, Hypnum plicatulum* — имеют более узкий азиатско-североамериканский и один вид — *Mnium confertidens* — азиатский типы ареала, т. е. два первых распространены в Азии и Северной Америке, а последний только в Азии. Остальные виды — 84 (30.4 %) — имеют широкий голарктический бореальный тип ареала, т. е. распространены в Евразии и Северной Америке.

К неморальному элементу относятся виды мхов, распространение которых связано с широколиственными лесами Северного полушария. В настоящее время неморальные виды в основном имеют дизъюнктивные ареалы. Произрастание неморальных видов мхов на территории Монголии, в том числе в Хангайском горном массиве, мы понимаем как отражение существования здесь широколиственных лесов в прошлом. Сейчас эти виды мхов имеют здесь реликтовый характер. В пределах Хангая неморальные виды встречаются преимущественно в нижней и средней части лесного пояса, где распространены разнотравные березовые и лиственничные леса, особенно они характерны для пойменных лесов и зарослей кустарников, произрастают в основном в виде эпифитов, эпилитов и епиксилов. К неморальному элементу относится 42 вида мхов, что составляет 15.2 % бриофлоры Хангая.

Rhabdoweisia kusenevae Broth.
Brothera leana (Sull.) C. Muell.
Fissidens bryoides Hedw.
Tortula papillosa Wils.
Leptodontium styriacum (Jur.) Limpr.
Barbula rigidula (Hedw.) Milde
Pohlia saprophila (C. Muell.) Broth.
Mnium trichomanes Mitt.
M. cuspidatum Hedw.
M. marginatum (With.) P. Beauv.
M. immarginatum Broth.
M. spinosum (Voit.) Schwaegr.
Zygodon wiridissimus (Dicks.) Brid.
Orthotrichum pumilum Schwaegr.
O. speciosum Nees.
Stroemia obtusifolia (Brid.) Hag.
Neckera pennata Hedw.
Fabronia ciliaris (Brid.) Brid.
Cephalocladium enerve (Broth.) A. Abr. et I. Abr.
Leskea polycarpa Hedw.
Leskeella nervosa (Brid.) Loeske
Anomodon minor Hedw.
Claopodium pellucinerve (Mitt.) Best.
Haplocladium angustifolium (Hampe et C. Muell.) Broth.
Truidium philibertii Limpr.
Th. recognitum (Hedw.) Lindb.
Campylium hispidulum (Brid.) Mitt.
C. sommerfeltii (Myr.) J. Lange
Amblystegium juratzkanum Schimp.
A. serpens (Hedw.) B. S. G.
A. varium (Hedw.) Lindb.
Brachythecium salebrosum (Web. et Mohr.) B. S. G.
Myuroclada maximowiczii (Borszcz) Steere et Schof.
Entodon challengeri (Par.) Card.
E. schleicheri (Schimp.) Demeter
Plagiothecium cavifolium (Brid.) Iwats.
P. denticulatum (Hedw.) B. S. G.
P. laetum B. S. G.
Platygyrium repens (Brid.) B. S. G.
Pylaisiella polyantha (Hedw.) Grout
Hypnum cupressiforme Hedw.
H. leptothallum (C. Muell.) Par.

Из них 6 видов (*Brothera leana, Leptodontium styriacum, Claopodium pellucinerve, Anomodon minor, Myuroclada maximowiczii, Entodon challengeri*) имеют восточно-азиатско-североамериканский тип ареала. Такое же количество видов (*Rhabdoweisia kusenevae, Pohlia saprophila, Mnium trichomanes, M. immarginatum, Cephalocladium enerve, Hypnum leptothallum*) имеют азиатский тип ареала, т. е. распространены в различных областях Азиатского материка. Один вид — *Entodon schleicheri* — отличается евразиатским типом ареала. Остальные виды — 29 (10.5%) — широко представлены в широколиственных лесах западных и восточных областей Северного полушария и объединены голарктическим дизъюнктивным неморальным типом ареала.

Арктогорный элемент, как определяет Лазаренко, а вслед за ним другие авторы, состоит из видов, распространенных, с одной стороны, в Арктике, а с другой — в горных областях Северного полушария. Их произрастание в этих областях обусловлено сходством экологических условий Арктики и высокогорий, хотя они имеют различное происхождение. Большая часть видов связана в своем происхождении с горами южных широт (Лазаренко, 1956), а некоторые —

с Арктикой (Шляков, 1961). Большинство арктогорных видов в Хангае произрастают в высокогорьях и многие являются основными компонентами различных типов горных тундр, часто встречаются также на каменистых обнажениях и россыпях. Кроме того, многие виды растут в лесном поясе по каменистым выходам, привершинным скалам, часть из них даже выступает в качестве доминантов в некоторых типах леса. К арктогорному элементу относятся 78 видов мхов, составляющих 28.3 % всего состава бриофлоры Хангайского горного массива.

Andreaea rupestris Hedw.
Pogonatum dentatum (Brid.) Brid.
P. urnigerum (Hedw.) P. Beauv.
Polytrichum alpinum Hedw.
Ditrichum flexicaule (Schwaegr.) Hampe
Distichium capillaceum (Hedw.) B.S.G.
D. inclinatum (Hedw.) B. S. G.
Campylopus schimperi Milde
Oreas martiana (Hoppe et Hornsch.) Brid.
Dicranoweisia crispula (Hedw.) Milde
Oncophorus virens (Hedw.) Brid.
Dicranum acutifolium (Lindb. et Arn) C. Jens.
D. elongatum Schleich. et Schwaegr.
D. groenlandicum Brid.
D. spadiceum Zett.
Encalypta brevicollis (B. S. G) Aongstr.
E. ciliata Hedw.
E. rhabdocarpa Schwaegr.
Stegonia latifolia (Schwaegr.) Vent.
Aloina brevirostris (Hook. et Grev.) Kindb.
Desmatodon latifolius (Hedw.) Brid.
D. laureri (Schultz.) B. S. G.
D. systylius Schimp.
Tortula mucronifolia Schwaegr.
T. norvegica (Web. et Mohr) Lindb.
Tortella fragilis (Hook. et Wils.) Limpr.
Trichostomum arcticum Kaal.
Barbula asperifolia Mitt.
B. icmadophila Schimp.
B. johansenii Williams
Schistidium alpicola (Hedw.) Limpr.
Sch. confertum (Funck) B. S. G.
Sch. strictum (Turn.) Mart.
Grimmia ovalis (Hedw.) Lindb.
Racomitrium canescens (Hedw.) Brid.
Voitia nivalis Hornsch.
Tayloria acuminata Hornsch.
Tetraplodon mnioides (Hedw.) B. S. G.
T. urceolatus (Brid.) B. S. G.
Pohlia annotina (Hedw.) Lindb.
Plagiobryum demissum (Hook.) Lindb.
Bryum archangelicum W. S. G.
B. tortifolium Brid.
Mnium thomsonii Schimp.
Cinclidium arcticum (B. S. G.) Schimp.
Aulacomnium turgidum (Wahlenb.) Schwaegr.
Meesia uliginosa Hedw.
Plagiopus oederi (Brid.) Limpr.
Bartramia ithyphylla Brid.
B. subulata B. S. G.
Philonotis tomentella Mol.
Timmia comata Lindb. et Arn.
T. norvegica Zett.
Ulota curvicaule (Wahlenb.) Lilj
Orthotrichum killiasii C. Muell.
Hedwigia ciliata (Hedw.) P. Beauv.
Myurella julacea (Schwaegr.) B. S. G.
Pseudoleskeella catenulata (Brid.) Kindb.
Lescunaea radicosa (Mitt.) Moenk.
Thuidium abietinum (Hedw.) B. S. G.
Campylium protensum (Brid.) Kindb.
Amblistegium compactum (C. Muell.) Aust.
Platydictia jungermannioides (Brid.) Crum.
Drepanocladus intermedius (Lindb.) Warnst.
D. revolvens (Sw.) Warnst.
Hygrohypnum ehlei (Arn.) Broth.
H. polare (Lindb.) Loeske
Scorpidium turgescens (Th. Jens.) Loeske
Calliergon sarmentosum (Wahlenb.) Kindb.
Brachythecium trachypodium (Brid.) B. S. G.
B. turgidum (Hartm.) Kindb.
Cirriphyllum cirrosum (Schwaegr.) Grout
Orthothecium chryseum (Schwaegr.) B. S. G.
Isopterygium pulchellum (Hedw.) Jaeger.
Hypnum revolutum (Mitt.) Lindb.
H. vaucheri Jesq.
Pseudostereodon procerrimum (Mol.) Fleisch.
Phytidium rugosum (Hedw.) Kindb.

Они по общему распространению делятся на 3 типа ареалов. 3 вида (*Barbula johansenii, Trichostomum arcticum, Hygrohypnum ehlei*) имеют азиатско-североамериканский (арктогорный) тип ареала, т. е. распространены в арктических областях и в горах Азии и Северной Америки. Один вид — *Timmia comata* — имеет евразиатский (арктогорный) тип ареала. Остальные виды —74 (26.8 %) — имеют широкий голарктический арктогорный тип ареала, распространены они в Арктической области и высокогорных районах Голарктики.

Горный элемент включаются виды мхов, распространенные в горах Северного полушария, и, как правило, не заходящие в Арктику, либо не играющие там существенной роли или не характерные для ее растительного покрова. Горные виды произрастают в основном на скалах и камнях привершинных частей гор, а также вдоль ручьев в горах и лесах Хангая. К горному элементу относятся 36 видов (13.0 %) мхов.

Andreaea rothii Web. et Mohr.
Saelania glaucescens (Hedw.) Broth.
Campylopus fragilis (Brid.) B. S. G.
Dichodontium pellucidum (Hedw.) Schimp.
Paraleucobryum enerve (Thed.) Loeske
Anoectangium aestivum Sm.
Hymenostylium recurvirostre (Hedw.) Dix.
Oxystegus cylindricus (Brid.) Hilp.
Bryoerythrophyllum recurvirostre (Hedw.) Chen.
Coscinodon cribrosus (Hedw.) Spruce
Schistidium apocarpum (Hedw.) B. S. G.
Sch. brunnescens Limpr.
Grimmia affinis Hornsch.
G. alpestris Nees.
G. anodon B. S. G.
G. elatior Bruch et Bals. et De Not
G. elongata Kaulf.
G. funalis (Schwaegr.) B. S. G.
G. laevigata (Brid.) Brid.
G. pilifera P. Beauv.
G. pulvinata (Hedw.) Sm.
G. tergestina Tomm. ex B. S. G.
G. unicolor Hook.
Tayloria hornschuchii (Grev. et Arnott) Broth.
Pohlia elongata Hedw.
P. longicollis (Hedw.) Lindb.
P. minor Schwaegr.
Anomobryum filiforme (Dicks.) Solms
Timmia bavarica Hessl.
Orthotrichum rupestre Schleich.
Pseudoleskeella tectorum (Funck) Kindb.
Leptopterigynandrum austro-alpinum C.Muell.
Hygrohypnum luridum (Hedw.) Jenn.
H. norvegicum (B. S. G.) Amann
M. ochraceum (Wils.) Loeske

Они в основном имеют широкий голарктический горный тип ареала. Из них один вид — *Leptopterigynandrum austro-alpinum* — имеет азиатско-американский тип ареала, распространен в горах Азии и Америки, а еще один вид — *Hygrohypnum norvegicum* — с более узким евразиатским типом ареала, встречается только в горах Европы и Азии.

Аридный элемент включают виды мхов, распространение которых связано с аридными и субаридными областями Голарктики (степная и пустынная ее области). Виды мхов аридного элемента приурочены главным образом к открытым сухим скалистым местообитаниям. На территории Хангайского горного массива аридные виды мхов произрастают в степях, на освещенных сухих скалах по южным склонам гор, на скалистых берегах рек в степном поясе. К аридному элементу относятся следующие 29 (10.5 %) видов мхов Хангая.

Pleuridium subulatum (Hedw.) Rabenh.
Encalypta vulgaris Hedw.
Phascum cuspidatum Hedw.
Pottia heimii (Hedw.) Hampe
Pterygoneurum kozlovii Lazar.
Desmatodon cernuus (Hueb.) B. S. G.
Tortula caninervis (Mitt.) Broth.
T. convoluta (Brid.) Pil.
T. inermis (Brid.) Mont.
T. pagorum (Milde) De Not.
T. papillosissima (Copp.) Loeske
T. princeps De Not.
T. ruralis (Hedw.) Crome
T. sinensis (C. Muell.) Broth.
Pleuroweisia schliephackei Limpr.
Tortella inclinata (Hedw.) Limpr.
T. tortuosa (Hedw.) Limpr.
Hymenostomum tortile (Schwaegr.) B. S. G.
Timmiella anomala (B. S. G.) Limpr.

Barbula acuta (Brid.) Brid.
B. convoluta Hedw.
B. reflexa (Brid.) Brid.
B. trifaria (Hedw.) Mitt.
B. unguiculata Hedw.

Jaffueliobryum latifolium Ther.
Indusiella thianschanica Broth. et C. Muell.
Bryum uliginosum (Brid.) B. S. G.
Brachythecium albicans (Hedw.) B.S.G.
Campylopus subulatus Schimp.

В основном (23 вида или 8.3 %) они имеют широкий голарктический тип ареала. 4 вида (*Hymenostomum tortile, Pleuroweisia schliephackei, Pterygoneurum kozlovii, Tortula sinensis*) имеют евразиатский тип ареала, а 2 вида (*Jaffueliobryum latifolium, Indusiella thianschanica*) — азиатский тип ареала. Для последнего есть сведения о произрастании его в Америке.

К космополитным мы относим 4 вида (1.5 %) мхов — *Ceratodon purpureus, Funaria hygrometrica, Leptobryum pyriforme, Bryum argenteum*, — которые встречаются на всевозможных местообитаниях и распространены на всех материках.

Проведенный географический анализ бриофлоры Хангайского горного массива показывает большое участие в ней бореальных видов (почти $^1/_3$ часть всего состава флоры мхов). В растительном покрове горного массива все они связаны с лесным поясом и многие имеют доминирующее значение в напочвенном покрове в различных типах леса. Бореальные виды вместе с неморальными составляют основу лесной флоры мхов. Также значительное участие в составе бриофлоры Хангая принимают арктогорные виды, распространение которых связано с высокогорьями — с различными горными тундрами и каменистыми россыпями. Вместе взятые арктогорные и горные виды в сумме численно превосходят группу бореальных видов, что обусловлено горным характером территории. Группа аридных видов, хотя и немногочисленная, но очень характерная, всегда связана с открытыми местообитаниями степей и сухих южных склонов гор.

Таким образом, флора мхов Хангайского горного массива характеризуется как горно-бореальная с заметным участием аридного элемента.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов И. И. Проблема эндемизма у листостебельных мхов // Комаровские чтения, 27. Л.: Наука, 1969. 55 с. — *Ардеева В. Я.* Листостебельные мхи Южного Сахалина. : Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Владивосток, 1969а. 30 с. — *Ардеева В. Я.* Закономерности распределения листостебельных мхов на южном Сахалине // Комаровские чтения ДВ фил. СО АН СССР. Владивосток, 1969б. Вып. 17. С. 131—142. — *Бардунов Л. В.* Листостебельные мхи Алтая и Саян. Новосибирск: Наука, 1974. 169. — *Бардунов Л. В., Черданцева В. Я.* Листостебельные мхи Приморья. Новосибирск: Наука, 1982. 206 с. — *Васильев А. Н.* Листостебельные мхи Кузнецкого Алатау. : Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Свердловск, 1978. 27 с. — *Лазаренко А. С.* Основні засади классифікації ареалів листяних мохів Радянского Далекого Сходу // Укр. ботан. журн. 1956. Т. 13, № 1. С. 30—40. — *Макаревич М. Ф.* Аналіз ліхенофлорі Українськіх Карпат. Київ: Изд-во АН УРСР, 1963. 261 с. — *Маматкулов У. К.* Мхи центральной части Гиссарского хребта // Материалы Закавказской конференции по споровым растениям. Баку, 1965. С. 190—194. — *Маматкулов У. К.* Лиственные мхи Дарвазского хребта. Душанбе: Дониш, 1975. 98 с.— *Окснер А. Н.* Неморальный элемент в лихенофлоре Советской Арктики // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1946. С. 475—490. — *Партыка Л. Я.* Бриофлора главной гряды Крымских гор.: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Киев, 1966. 25 с. — *Улычна К. О.* Анализ бриофлоры черновицкой области: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Киев, 1955. 15 с. — *Цэгмэд Ц.* Листостебельные мхи Хангайского горного массива: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1983. 21 с. — *Шляков Р. Н.* Флора листостебельных мхов Хибинских гор. Мурманск: Кн. изд-во, 1961. 250 с. — *Herzog Th.* Geographie der Moose. Jena, 1926. 439 p.

Ботанический институт АН МНР,
Улан-Батор.

Получено 13 VI 1990.

УДК 581.527.7

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 2

И. Т. Васильченко

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ИЗУЧЕНИЯ СОРНЫХ РАСТЕНИЙ

I. T. VASILCHENKO. SOME PROBLEMS OF WEEDS INVESTIGATION

В настоящее время в составе растительности нашей страны имеется до 20 000 видов высших растений, из них не менее 10 %, т. е. 2000 видов, являются в той или иной мере сорными, географически дифференцированными на возделываемой территории СССР — от северных пределов земледелия до южных границ нашего государства.

Исходным моментом рациональной организации мероприятий по борьбе с засоренностью полей является правильное определение сорных растений на всех фазах их развития — в цветущем состоянии, по семенам (плодам), вегетативным (надземным и подземным) органам и во всех формах существования сорных растений (т. е. их определение в посевном материале и вообще в зерне и продуктах его переработки, при анализе засоренности почвы пахотных горизонтов, поливных вод и т. д.). В настоящее время мы не имеем каких-либо руководств или пособий, которые позволяли бы решить эту первую задачу в борьбе с засоренностью. Отсюда понятна острая необходимость в их срочном составлении. Учитывая опыт составления подобного руководства («Сорные растения СССР». Т. 1—4. Изд-во АН СССР, 1934—1935), ныне устаревшего и давно ставшего библиографической редкостью, эту работу могли бы осуществить три общесоюзных института: Всесоюзный институт растениеводства (ВИР), Всесоюзный институт защиты растений (ВИЗР) и Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН). ВИР следует считать основным организующим центром подготовки названных выше изданий. Необходимо предусмотреть также составление (и издание) учебников и учебных пособий по сорным растениям для студентов сельскохозяйственных вузов и факультетов биологического профиля педагогических институтов и университетов.

Однако знать точное название того или иного вида сорного растения еще далеко не достаточно для рациональной организации борьбы с сорняками. На огромной территории СССР многие сорные растения являются далеко не однообразными в эколого-биологическом отношении, обладают значительным биологическим полиморфизмом в области биологии. А ведь только на точном знании эколого-биологических особенностей того или иного вида можно разрабатывать дифференцированные методы борьбы.

Так, например, общеизвестное сорное растение пастушья сумка *Capsella bursapastoris* числится в «сорняках-однолетниках». Однако если бы мы применили истребительные мероприятия к пастушьей сумке как к яровому однолетнику — мы достигли бы немногого. Оказывается, это растение помимо яровых форм имеет формы биологически зимующие и озимые, оно может давать за один сезон несколько поколений, причем даже незрелые семена (взятые еще зелеными из зеленых стручочков) способны прорастать и давать новые растения. Если в каком-либо случае пастушья сумка буйно разрослась и мы применили бы скашивание ее зеленой массы с выносом этой массы с поля, то мы бы также достигли немногого, так как у пастушьей сумки имеются пигмейные формы, развивающиеся у самой поверхности почвы и приносящие способные к прорастанию семена. Этот пример показывает, что только на основе детального изучения биологии сорных растений в различных географических зонах, в различных экологических условиях и в условиях различных культур севооборота и механизации можно правильно и надежно очищать поля от сорняков.

Динамика сорной флоры

В наш век необыкновенно возросших внутрисоюзных и международных перемещений всевозможных грузов, людей, машин и т. д. особое значение приобретает динамика сорной флоры, т. е. продвижение тех или иных сорных растений в новые районы. Этот процесс, в начальной стадии именуемый как «адвентизация флоры», приводит к расселению и внедрению в земли сельскохозяйственного использования новых и новых сорных растений, входящих нередко в состав опасных (ранее в данном районе неизвестных) засорителей полей, садов, огородов. К примеру, по проведенным специальным учетам (на 1975 г.), в г. Риге и окрестностях обнаружено 235 адвентивных (заносных) видов, из них 70 видов новых, лет 10 назад не известных в Прибалтике. На средней Волге (в Куйбышевской обл.) в послевоенное время обнаружено 24 вида заносных растений, в том числе ряд злостных сорняков, уже проникших на поля области (виды повилики, сорного подсолнечника, амброзии, марь остистая, горчак ползучий и др.).

Необходим систематический оперативный контроль за динамикой сорной флоры на территории Советского Союза. Этот контроль должен осуществляться не только в отношении сорных растений СССР (так сказать, «отечественных сорняков»), но и в отношении иноземных сорных видов, проникающих на территорию нашей страны. Динамика сорной флоры происходит не только вследствие географического расселения, но и в результате приспособляемости тех или иных видов местной флоры (и их экобиологических форм) к условиям произрастания на полях нашей страны. Все это требует организации единого центра контрольно-оперативного слежения за динамикой сорной флоры. Важным моментом здесь явится и учет видового состава (в его динамике) растений — объектов карантина, что у нас организовано плохо.

Теоретические вопросы эволюции сорных растений

Многообразны пути эволюции сорных растений при переходе их из местообитаний дикой природы в условия культурного ландшафта. Изучение эволюции, т. е. истории происхождения, сорных растений является далеко не академическим упражнением, оторванным от практики земледелия. Наоборот, только изучая прошлое, мы сможем правильно оценить настоящее и строить правильные прогнозы на будущее в разработке проблемы сорных растений. И именно в нашей стране одно время особенно плодотворно (с применением экспериментального метода) разрабатывались вопросы эволюции сорных растений (Цингер, 1909; Мальцев, 1930, и др.). К сожалению, замечательные классические исследования не получили в наше время дальнейшего развития, что необходимо срочно восполнить, тем более что на объектах сорных растений весьма перспективна разработка и общих вопросов акклиматизации и натурализации растений.

Сорные растения как генофонд полезных качеств растительных организмов

Трудами многих исследователей — советских и зарубежных — было доказано, что многие сорные растения послужили исходным материалом для получения новых родов, видов и форм (сортов) культурных растений как методами народной селекции, так и современными методами генетики и селекции. Причем в числе этих «родителей» культурных растений (таких как пшеница, ячмень, овес, гречиха и многие другие) зачастую фигурируют такие «злостные» сорняки, как овсюги, пыреи, сорные виды ячменя и т. д. В 1979 г. в Ташкенте состоялось совещание по борьбе с засоренностью полей. Некоторые участники совещания в своих выступлениях предлагали «уничтожить как вид» такие злостные сорняки, как гумай (*Sorghum halepense*) и др. Однако В. В. Никитин (ВИР) заявил, что он в течение 10 лет проводил опыты по культуре сорго-гумаевых гибридов в ряде колхозов Южного Таджикистана. Получен рекордный урожай зеленой массы, высокопитательной для скота. В 1980 г. в Ленинграде в Таврическом дворце была проведена конференция селекционеров Европы («Еукарпия»), организованная ВИРом (Eucarpia, 1980). Знакомство с ее докладами показывает, что и в селекции сегодняшнего дня особо важную роль играют представители сорной флоры (виды пыреев, овсюгов, костров, вик и др.).

Понятно, почему в наше время за рубежом (Канада, ФРГ и др.) развивается особое отношение к сорной флоре, выражающееся в лозунге «охранять, а не уничтожать» сорные растения. Задача исключительно трудная: как совместить охрану нужных нам сорных растений (даже злостных!) с борьбой с засоренностью полей, с уничтожением этих же сорных растений? Пока что мы еще не продумали даже предварительный план работы в этой области, не говоря уже о практическом проведении необходимых организационных мероприятий. К изложенному добавим, что многие сорные растения пригодны для непосредственного использования, даже на первых порах и без какой-либо селекционной обработки. Это используемые как кормовые растения виды сорных вик, донника, высокорослых бескорневищных злаков; как лекарственные — термопсис, ромашка, пастушья сумка и др.

Очень интересное использование донника я обнаружил на Западном Памире. В посевах пшеницы здесь сохраняется немало донника (главным образом желтого), местные земледельцы и даже агрономы считают это полезным, так как: 1) донник обогащает почву азотом, 2) в период цветения сюда привозят пчел из Хорога и получают отличный мед, 3) укос посевов производится до созревания семян донника, а солома с донником являются высокопитательным кормом, 4) некоторая примесь семян донника (даже незрелых семян!) в муке сообщает хлебу особый вкус и аромат. Некоторые агрономы говорят, что не всякий сорняк — враг, нужно еще присмотреться к каждому из них!

Все изложенное выше ясно свидетельствует о необходимости срочного восстановления научного центра по изучению сорных растений, в свое время выполнявшего эту роль под руководством А. И. Мальцева. Одновременно должен быть создан и оперативно-организационный центр где-то более близкий по сути Государственному экспертному комитету по сорным растениям (Expert Committee on weeds), существующему в Канаде.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильченко И. Т. О сезонно-диморфных видах // Проблема вида в ботанике. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. С. 205—212. — *Говорухин В. С.* К вариационной систематике некоторых таврических Норичниковых — *Rhinanthoideae* Wettst. // Проблемы филогении растений. М.: Наука, 1965. С. 25—33. — *Мальцев А. И.* Овсюги и овсы (*Euvena* Griseb.) // Прилож. 38. К труд. по прикл. бот., ген., сел. 1930. 228 с. — *Цингер Н. В.* О засоряющих посевы льна видах *Camelina* и *Spergula* и их происхождении // Тр. Ботан. музея АН. VI. 1909. С. 1—187. — *Юзепчук С. В.* Род Очанка — *Euphrasia* // Флора СССР. Т. 22. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. С. 557—640. — *Eucarpia*. Л.: Изд-во ВИР ВАСХНИЛ, 1980. 20 с. — *Soó R.* Die mittel- und südosteuropäischen Arten und Formen der Gattung *Rhinanthus* // Feddes Repert. 1929. N 26. S. 35. — *Wettstein R.* Untersuchungen über den Saison-Dimorphismus in Pflanzenreichs // Denksschr. Acad. Wiss. Wien. 1895. N 70. S. 15—40.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 22 X 1989.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.26

© 1991

Е. Г. Лупикина, Г. К. Хурсевич

PSEUDOAULACOSIRA — НОВЫЙ РОД ПРЕСНОВОДНЫХ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ КЛАССА *CENTROPHYCEAE*

E. G. LUPIKINA, G. K. KHURSEVICH. *PSEUDOAULACOSIRA*, A NEW GENUS OF FRESHWATER DIATOMS OF THE CLASS *CENTROPHYCEAE*

В семействе *Aulacosiraceae* выделен новый род диатомовых водорослей *Pseudoaulacosira* из неогеновых пресноводных отложений СССР.

В составе позднемиоценовой пресноводной диатомовой флоры Западной Камчатки был выделен новый для науки вид *Melosira moisseeviae* Lupik. (Братцева и др., 1984). Проведенное в настоящее время детальное изучение типового материала *M. moisseeviae* в сканирующем электронном микроскопе JSM-35C японской фирмы JEOL позволило уточнить таксономическую принадлежность этого вида и перевести его в новый род *Pseudoaulacosira* в сем. *Aulacosiraceae* Moiss. (Моисеева, Невретдинова, 1990). Описание нового рода и его типа приведено ниже с использованием современной терминологии по диатомовым водорослям (Диатомовые. . ., 1988 : 7—22).

Род *Pseudoaulacosira* Lupik. et Churs. gen. nov.

Клетки образуют нитевидные колонии с помощью соединительных шипов. Панцирь низкоцилиндрический, с открытыми цельными вставочными ободками. Створки круглые, лицевая часть их плоская или слабовыпуклая. Иногда в средней части наружной поверхности створки присутствуют мелкие бугорки, выполняющие, по всей вероятности, соединительную функцию. Ареолы локулярные, с двусторонним велумом: на внутренней поверхности со сплошным или обособленным крибрумом, на наружной — со слабо погруженной ротой. В периферической части створки на внутренней поверхности отчетливо выражены узкие радиальные ребра. Загиб створки низкий, с 2—4 поперечными рядами ареол и кольцом двугубых выростов, представленных на внутренней поверхности короткой трубкой, на наружной — отверстием. Дистальный край загиба тонкоребристый. На наружной поверхности загиба (в его средней части) выделяется узкий «уступчик», служащий, очевидно, для фиксации положения ободков. Соединительные шипы булавовидные или треугольные с широко закругленной верхушкой.

Тип рода: *Pseudoaulacosira moisseeviae* (Lupik.) Lupik. et Churs.

Известен один пресноводный вымерший вид.

Отличается от рода *Aulacosira* Thw. (Моисеева, 1986) наличием двустороннего велума у ареол лицевой части створки и радиальных ребер в периферической части створки, отсутствием кольцевидной диафрагмы.

***Pseudoaulacosira moisseeviae* (Lupik.) Lupik. et Churs. comb. nov.** — *Melosira moisseevae* Lupik. 1984, в: Братцева и др., 1984. Атлас фауны и флоры неогеновых отложений Дальнего Востока: 272, табл. 75, фиг. 1—15. — *M. praedistans* Jousé f. *praedistans* sensu Хурсевич, 1977, табл. 1, фиг. 5.

Створки 10—33 мкм в диам., 3—8 мкм выс. Ареолы, 10—15 в 10 мкм, на лицевой части створки образуют тангенциальные ряды, ближе к краю иногда короткие радиальные. По краю лицевой части створки шипы булавовидные или треугольные с широко закругленной верхушкой. Высота шипов 1.5—1.7 мкм. На загибе створки 2—4 ареолы в вертикальном ряду; 9—10 ареол в 10 мкм поперечного ряда; около 40 ребрышек в 10 мкм на наружной поверхности дистального края. Ареолы на проксимальном крае загиба обычно с более крупным наружным фораменом (круглым или продолговато-округлым), чем у дистального края. Двугубые выросты расположены на 6—9, реже 10—11 ребровидном интерштрихе, близ него или между ними (см. таблицу, *1—13*).

Пресноводный планктонный вымерший вид.

Миоцен — Забайкалье (джилиндинская свита Витимского плоскогорья). Поздний миоцен — Камчатка (эрмановская свита Кавранского разреза). Ранний плиоцен — Белоруссия (лозская свита Понеманья).

В диагнозе нового рода, а также при характеристике его географического и геологического распространения учтены электронно-микроскопические исследования створок видов *Melosira* из неогеновых отложений Белоруссии и Забайкалья, которые, по данным световой микроскопии, идентифицировались ранее с *M. praedistans* Jousé (Ендрихинский, Черемисинова, 1970; Хурсевич, 1977), а в свете новых представлений отнесены нами к *Pseudoaulacosira moisseeviae*. Коллекция ископаемых пресноводных диатомей из миоценовых образований Витимского плоскогорья (Забайкалье) была любезно передана одному из авторов Н. Н. Лавренко, которой авторы выражают искреннюю признательность.

По сравнению с типовым материалом белорусские экземпляры *P. moisseeviae* имеют 3—4 ареолы в вертикальном ряду загиба и отличаются в целом меньшим количеством двугубых выростов. На забайкальских экземплярах иногда встречается сдвоенное расположение двугубых выростов (см. таблицу, *9*).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Братцева Г. М., Витухин Д. И., Гитерман Р. Е. и др. Атлас фауны и флоры неогеновых отложений Дальнего Востока. М.: Наука, 1984. 335 с. — *Диатомовые* водоросли СССР. Ископаемые и современные. Л.: Наука, 1988. Т. 2, вып. 1. 116 с. — *Ендрихинский А. С., Черемисинова Е. А.* О нахождении миоценовых отложений на Витимском плоскогорье // ДАН СССР. 1970. Т. 191, № 4. С. 885—888. — *Моисеева А. И.* Ревизия систематического положения пресноводных видов рода *Melosira* Ag. s. l. (*Bacillariophyta*) // Актуальные вопросы современной палеоальгологии. Киев: Наук. думка, 1986. С. 70—73. — *Моисеева А. И., Невретдинова Т. Л.* Новые семейство и род пресноводных диатомовых водорослей (*Bacillariophyta*) // Бот. журн. 1990. Т. 75, № 4. С. 539—544. — *Хурсевич Г. К.* Первые данные о неогеновой диатомовой флоре Белорусского Понеманья // О границе между неогеном и антропогеном. Минск: Наука и техника, 1977. С. 197—220.

Институт вулканологии
ДВО АН СССР,
Петропавловск-Камчатский,
Институт геохимии
и геофизики АН БССР,
Минск.

Получено 5 IX 1989.

УДК 582.26 : 581.4

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 2

С. И. Генкал, Г. И. Поповская

К МОРФОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ *AULACOSIRA BAICALENSIS* (*BACILLARIOPHYTA*)

S. I. GENKAL, G. I. POPOVSKAYA. ON THE MORPHOLOGY AND ECOLOGY OF *AULACOSIRA BAICALENSIS* (*BACILLARIOPHYTA*)

Приводятся результаты изучения морфологии панциря *Aulacosira baicalensis* с помощью сканирующего электронного микроскопа и данные по экологии и распространению вида.

Морфология панциря *Aulacosira baicalensis* (K. Meyer) Sim. подробно исследована с помощью светового микроскопа (Скабичевский, 1960; Поповская, Скабичевский, 1970). По результатам фрагментарного изучения этой водоросли в сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) стала известна только форма соединительных шипов (Crawford, 1979), поэтому несомненный интерес представляет более детальное исследование основных структурных элементов панциря *A. baicalensis* с помощью электронной микроскопии.

Материалом для настоящей работы послужили пробы фитопланктона, собранные в Байкале и хранящиеся в Лимнологическом институте. При описании использовалась общепринятая терминология и рекомендации по составлению диагнозов (Anonymous, 1975; Диатомовые. . ., 1988).

Приводим дополненный диагноз для этого таксона с учетом данных электронной микроскопии.

Aulacosira baicalensis (K. Meyer) Sim. (Syn.: *Melosira baicalensis* (K. Meyer) Wisl.) Скабичевский, 1960 : 143. рис. 22, 23.

Клетки цилиндрические, плотно соединяются между собой соединительными шипами, образуя длинные прямые или слегка изогнутые нити (табл. I, *1—5*). Хлоропласты немногочисленные, дисковидные. Имеются бесструктурные соединительные открытые цельные ободки (табл. II, *2, 3*). Створки круглые, плоские, 6—37 мкм в диам., загиб высокий, 10—72 мкм выс. Структура створки из ареол, расположенных радиальными рядами или беспорядочно, закрытых велумом (табл. I, *6*). Кольцевая борозда почти не выражена, с небольшой, но очень глубокой кольцевидной диафрагмой (табл. II, *1*), шейка большей частью высокая, ложная борозда отсутствует или очень слабо выражена. Загиб створки с продольными прямыми, редко слегка наклонными рядами ареол, варьирующих по форме форамена от круглого до овального, закрытых с внутренней поверхности ротой (табл. II, *4, 5*), 5—9 рядов ареол в 10 мкм и 3—8 ареол в 10 мкм ряда. На загибе створки вблизи от кольцевидной диафрагмы расположен единственный двугубый вырост (табл. II, *6*). На границе лицевой части створки с загибом имеются лепестковидные шипы (табл. I, *2—4*). Конечные клетки в колонии имеют остроконечные шипы (табл. I, *1, 5, 6*).

Имеются ауксоспоры, споры отсутствуют.

Aulacosira baicalensis является характерным представителем байкальского фитопланктона. Этот вид относится к холодолюбивым видам, его массовое развитие в Байкале приурочено в подледному периоду (февраль—май) и происходит при температуре воды, близкой 0 °C (0.1—0.2 °C) в верхнем 10—25-метровом слое воды. После вскрытия озера от льда (вторая половина мая—июнь) *A. baicalensis* продолжает вегетировать, часто достигая максимальной численности 400—600 тыс. кл/л при биомассе 4—6 г/м^3. Температура воды в это время составляет 1—3 °C. В июле происходит опускание этой водоросли в глубинную зону Байкала, поэтому в значительных количествах ее можно обнаружить в последующие месяцы на глубинах 200—500 м и даже более. Большая часть *Aulacosira* на больших глубинах находится в афотической зоне в живом состоянии. Осенний максимум (октябрь—ноябрь) в пелагиали озера слабо выражен или отсутствует вовсе. В очень небольших количествах *A. baicalensis* присутствует в водной толще в течение круглого года. Распространена по всей пелагиали Байкала, но наибольшие концентрации обычно приурочены к южной и средней частям озера. Наряду с открытыми участками озера интенсивно вегетирует в крупных заливах Байкала при температуре воды до 6—8 °С. Численность этого вида подвержена резким межгодовым различиям, которые достигают десятков и даже сотен раз. *A. baicalensis* кроме Байкала достоверно была известна лишь в ископаемом состоянии в отложениях оз. Медвежьего в Московской обл. (Скабичевский, 1960). Сообщение о нахождении этого таксона в оз. Далай-Нор в Северной Маньчжурии, по мнению А. П. Скабичевского (1960), требует подтверждения.

По общему абрису лицевой поверхности створки и ее загиба, форме шипов *A. baicalensis* близка к *A. islandica* (O. Müll.) Sim. (табл. II, *7, 8*; Генкал и др., 1986, рис. 1, *в*). На большое сходство этих двух таксонов в световом микроскопе указал и Скабичевский (1960), однако по числу рядов ареол в 10 мкм и ареол в 10 мкм ряда между этими таксонами имеется отчетливый гиатус. Рядом исследователей были отмечены случаи отождествления *A. baicalensis* с *A. granulata* (Ehr.) Ralfs. По данным СЭМ, последняя по структуре ареол загиба створки и форме шипов хорошо отличается от *A. baicalensis* (табл. II, *9, 10*; Florin, 1970, Генкал, 1986).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Генкал С. И. К морфологии и систематике некоторых пресноводных видов рода *Melosira* Ag. (*Bacillariophyta*) // Биол. внутр. вод. 1986. № 70. С. 17—22. — *Генкал С. И., Балонов И. М., Корнева Л. Г.* Морфология и таксономия *Melosira islandica* O. Müll. (*Bacillariophyta*) // Биол. внутр. вод. 1986. № 72. С. 14—21. — *Диатомовые* водоросли СССР (ископаемые и современные). Л.: Наука, 1988, Т. 2, вып. 1. 116 с. — *Поповская Г. И., Скабичевский А. П.* К морфологии и систематике *Melosira baicalensis* (K. Meyer) Wisl. // Нов. сист. низш. раст. 1970. Т. 7. С. 7—12. — *Скабичевский А. П.* Планктонные диатомовые водоросли пресных вод СССР. М.: Изд-во МГУ, 1960. 349 с. — *Anonymous.* Proposals for a standartization of diatom terminology and diagnoses // Beih. Nova Hedw. 1975. Vol. 53. P. 323--354. -- *Crawford R. M.* Filament formation in the diatom genera *Melosira* C. A. Agard and *Paralia* Heiberg. // Beih. Nova Hedw. 1979. Vol. 64. P. 121—133. — *Florin M. B.* The fine structure of some pelagic fresh-water diatom species under the scanning electron microscope // Svensk Bot. Tidskr. 1970. Vol. 64, N 1. P. 51—64.

Институт биологии
внутренних вод АН СССР,
Борок,
Лимнологический институт
СО АН СССР,
Иркутск.

Получено 23 VIII 1989.

УДК 582.262.3

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 2

Л. А. Рундина

ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ У НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ПОРЯДКА *ZYGNEMATALES* (*CHLOROPHYTA*)

L. A. RUNDINA. TAXONOMIC CHANGES OF SOME SPECIES IN THE ORDER *ZYGNEMATALES* (*CHLOROPHYTA*)

С использованием сравнительно-морфологического метода произведены таксономические преобразования (7 новых комбинаций) в родах *Spirogyra, Sirogonium, Mougeotia (Zygnematales, Chlorophyta)*.

Определение (характеристика) рода, вида и внутривидовых таксономических категорий (разновидность, форма) у зигнемовых водорослей, имеющее в вопросах систематики, номенклатуры и классификации важное значение, в работах исследователей выражено неопределенно и оставляет широкий простор для субъективизма.

Как и у других водорослей, основная систематическая единица у зигнемовых — вид — понимается исследователями то более узко, то более широко. При сугубо практическом применении в систематике сторонники узкого понимания вида понимают эту таксономическую категорию как совокупность особей, которую отличает от других хотя бы один, но ясно выраженный признак. При такой формулировке все существующие внутривидовые таксоны должны быть возведены в ранг вида. Такая точка зрения на объем вида у зигнемовых водорослей наиболее ярко выражена в работах V. Czurda (1931, 1932), а затем поддержана многими исследователями (Kolkwitz, Krieger, 1941—1944; Transeau, 1952; Воронихин, 1954; Randhawa, 1959; Gauthier-Liévre, 1965; Kadłubowska, 1972; 1984). При более широком понимании вид воспринимается как естественная целостность, характеризующаяся, с одной стороны, определенным морфологическим, экологическим и географическим постоянством, обусловленным наследственностью и поддерживаемым стабилизирующими адаптациями, а с другой стороны, состоянием поступательной эволюции, которое представляет собой постепенный процесс дивергентного расхождения признаков во внутривидовых группах. Таким образом, эти два состояния вида определяют и морфологическое единство вида, и полиморфизм его.

В своей работе я руководствуюсь принципами внутривидовой систематики и широкого понимания вида, разработку которых излагали в своих исследованиях А. А. Еленкин (1936) и В. И. Полянский (1954, 1956, 1966). Основываясь на их общих положениях, считаю, что при современном уровне знаний внутривидовое многообразие зигнемовых водорослей может быть достаточно полно передано посредством таксономической категории формы. При этом видов становится меньше, чем описано в настоящее время в литературе, и вид, как таксон, становится намного крупнее и полиморфнее, а вся система зигнемовых водорослей становится зримее. От понятий «подвид» и «разновидность» я отказалась в работе, полностью согласившись с мнением В. И. Полянского и А. А. Еленкина, что эти термины применительно к низшим водорослям не определены и не отграничены от понятия формы.

Разнообразие и дифференциация родовых, видовых и внутривидовых признаков, широкий полиморфизм видов, до сих пор «становление», если можно так выразиться, некоторых родов — все это говорит о быстроте и масштабе происходящих здесь эволюционных процессов. Но это и значительно усложняет систематику и связанную с нею таксономию зигнемовых водорослей. Не исключена возможность, что некоторые из родов являются экологическими модификациями (экоморфами, экородами) иных описанных родов, а некоторые из известных до сих пор видов — лишь отдельными морфологически различными стадиями развития.

1. **Spirogyra diversizygotica (V. Poljansk.) Rund. stat. et comb. nov.** — *S. setiformis* (Roth) Kütz. *f. diversizygotica* V. Poljansk. 1951, Бот. матер. Отд. спор. раст. Ботан. ин-та АН СССР, 7 : 88, рис. 4—6.

2. **Spirogyra maxima (Hass.) Wittr. f. cupientis (Vodenič. et Kirjakov) Rund. stat. et comb. nov.** — *S. cupientis* Vodenič. et Kirjakov 1986, Фитология, 31 : 3—13, фиг. 1, 2, 12.

3. **Spirogyra neglecta (Hass.) Kütz. f. columbiana (Czurda) Rund. stat. et comb. nov.** — *S. columbiana* Czurda 1932, in Pascher, Süsswasserfl. Mitteleur. 2 Aufl. Hf 9 : 190, Fig. 199.

4. **Spirogyra punctulata Jao f. cylindrospora (W. et G. S. West) Rund. stat. et comb. nov.** — *S. cylindrospora* W. et G. S. West 1897, Journ. Bot. (London), 35 : 195.

5. **Spirogyra punctulata Jao f. macrospora (Jao) Rund. stat. et comb. nov.** — *S. punctulata* Jao var. *macrospora* Jao 1939, Sinensia, 10 : 155.

6. **Sirogonium sticticum (Engl. Bot.) Wille f. tenuior (Trans.) Rund. comb. nov.** — *Spirogyra stictica* (Engl. Bot.) Wille f. *tenuior* (Trans.) V. Poljansk. 1966, Новости сист. низш. раст. 3 : 92. — *S. tenuior* (Nordst.) Krieger 1944, in Rabenhorst, Krypt.-Fl. 13, Abt. 2, Lief. 4 : 428. — *Sirogonium tenuis* (Nordst.) Trans. 1934, Ohio Journ. Sci. 34 : 420.

7. **Mougeotia ellipsoidea (W. et G. S. West) Czurda f. tenuissima (De Bary) Rund. stat. et comb. nov.** — *M. tenuissima* (De Bary) Czurda 1932, in Pascher, Süsswasserfl. Mitteleur. 2 Aufl. H. 9 : 66, Fig. 39. -- *Mesocarpus parvulus* Hass. var. *tenuissima* De Bary 1858, Untersuch. Fam. der Conjugaten : 80, Taf. 2, Fig. 10--14.

Сердечно благодарю Сергея Кирилловича Черепанова за советы при работе над этой статьей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Воронихин Н. Н. Флора водорослей континентальных водоемов Европейского Севера СССР. Сем. *Zygnemataceae* // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 2. 1954. Вып. 9. С. 5—104. — *Еленкин А. А.* Синезеленые водоросли СССР. Монография пресноводных и наземных *Cyanophyceae*, обнаруженных в пределах СССР. Общая часть. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936. 679 с. — *Полянский В. И.* О значении приспособительных признаков в систематике // Бот. журн. 1954. Т. 39, № 5. С. 694—705. — *Полянский В. И.* О виде у низших водорослей. Доложено на девятом ежегодном Комаровском чтении 15 декабря 1954 г. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 74 с. — *Полянский В. И.* Номенклатурные заметки по роду *Spirogyra* Link // Нов. сист. низш. раст. М.; Л.: Наука, 1966. С. 85—94. — *Czurda V.* Zur Morphologie und Systematik der Zygnemalen // Beih. Bot. Centralbl. 1931. Bd 48. S. 238--285. -- *Czurda V. Zygnemales* // Pascher's Süsswasser--Flora Mitteleuropas. Jena, 1932. Aufl. 1. Hf 9. 232 S. -- *Gauthier-Lièvre L.* Zygnemacees Africaines // Beih. Nova Hedwigia. 1965. Hf 20. P. 1—210. — *Kadłubowska J. Z. Chlorophyta* V. *Conjugales. Zygnemaceae* // Flora słodkowodna Polski. Kraków, 1972. T. 12A. 431 s. — *Kadłubowska J. Z. Chlorophyta* VIII. *Conjugatophyceae* I. *Zygnemales* // Süsswasserflora von Mitteleuropa. Jena: Gustav Fischer. 1984. Bd 16. 532 S. -- *Kolkwitz R., Krieger H. Zygnemales* // Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreichs und der Schweiz. Leipzig, 1941. Bd 13, Abt. 2. Lfg 1--3. S. 1--294; 1944. Lfg. 4. S. 295--499. -- *Randhawa M. S. Zygnemaceae.* New Delhi: Ind. council agricult. research, 1959. 478 p. — *Transeau E. N.* The *Zygnemaceae*. Columbus: The Ohio state univ. press, 1951. 327 p.

Получено 5 IV 1990.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 : 582(47+57)

© 1991

В. И. Грубов

КАРЛ ИВАНОВИЧ МАКСИМОВИЧ (К 100-ЛЕТИЮ СО ДНЯ СМЕРТИ)

V. I. GRUBOV. KARL IVANOVICH MAXIMOWICH
(TO THE CENTENARY FROM HIS DEATH)

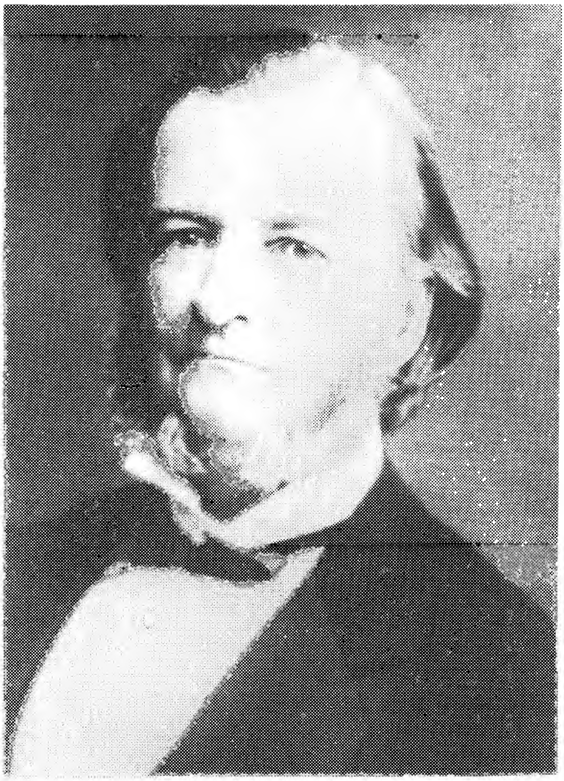
16 февраля этого года минуло 100 лет как не стало классика отечественной ботаники академика Карла Ивановича Максимовича. Ботаникам всего мира он известен как авторитетнейший знаток флоры стран Восточной и Центральной Азии: российского Приморья и Приамурья, Маньчжурии, Японии, Китая, Монголии и Тибета и как крупнейший систематик, описавший огромное число новых видов растений. Он оставил богатое научное наследие в виде опубликованных классических трудов и ценнейших гербарных коллекций. Его работы отличают достоверность, исключительная точность и обстоятельность, они до сих пор сохраняют фундаментальное значение.

Карл Иванович родился 11 (23) ноября 1827 г. в Туле в семье крупного чиновника, тайного советника Иоганна фон Трейблута, происходившего, по-видимому, из обрусевших немцев. Матерью его была также немка.[1] С детства он хорошо знал и немецкий, и русский языки, а впоследствии, по окончании немецкой приходской школы св. Анны в Санкт-Петербурге, куда переехала вся семья, прекрасно владел еще английским и французским. Анненская школа (Annen Schule) считалась одной из лучших в империи и давала подготовку для поступления в университет. Закончив ее, К. И. был отправлен в старейший и престижный университет России — Дерптский (ныне Тартуский). Здесь он с 1845 по 1850 г. вначале изучал медицину, а затем ботанику под руководством знаменитого профессора А. Бунге, который высоко оценил его способности и по завершении обучения оставил своим ассистентом по университетскому ботаническому саду. Вместе со своим учителем К. И. совершил тогда свою первую экспедиционную поездку по Прибалтике, но уже в 1852 г. по рекомендации самого А. Бунге перешел в Петербургский ботанический сад, с которым связана вся его дальнейшая жизнь и деятельность на протяжении почти 40 лет.

К. И. был принят в Ботанический сад на должность консерватора, состоящего для ученых путешествий, и в 1853 г. направлен в кругосветное путешествие на военном фрегате «Диана» для сбора семян, живых растений и гербарных образцов. Фрегат останавливался на о-ве Мадейра, в Рио-де-Жанейро (Бразилия), Вальпараисо (Чили), Гонолулу (Гаваи), но затем маршрут был прерван из-за вспыхнувшей войны между Россией и союзными Англией и Францией, и корабль направился к Татарскому проливу. Здесь К. И. в июле 1854 г. был высажен на берег в бухте Де-Кастри. Он оказался первым ботаником в краю, природа которого была совершенно неизвестна научному миру, и с этого началась его чрезвычайно активная и плодотворная деятельность по изучению флоры

---

[1] Остается загадкой, почему он носил фамилию Максимович, а в его формулярном списке (Архив АН) значится, что он купеческого звания.



Дальнего Востока, которой он посвятил всю свою дальнейшую жизнь. В течение трех лет К. И. путешествовал по побережью Татарского пролива, по р. Амуру и нижнему течению р. Уссури. Вернувшись в марте 1857 г. в Петербург с огромными ботаническими коллекциями, он сразу приступил к их обработке. Результатом явился фундаментальный труд — «Начала Амурской флоры» (Primitiae Florae Amurensis, 1859), принесший ему Демидовскую премию Академии наук и мировую известность. Этот труд содержит систематический перечень 915 видов амурской флоры, в том числе 112 новых для науки, с указанием их местонахождений и местообитаний, а также превосходный физико-географический и ботанико-географический очерки исследованной территории с картой. Кроме того, в приложении даны списки видов Монголии (487 видов) и Китая (771 вид), составленные по материалам Гербария С.-Петербургского ботанического сада и Музея АН, которые имели для того времени существенное значение. К. И. использовал их для сопоставления с данными по амурской флоре. Рисунки растений к этому изданию выполнил сам К. И. Он был превосходным рисовальщиком и его описания новых видов, флористические работы, а также сотни образцов растений, хранящиеся в Гербарии БИН АН СССР, сопровождаются его собственными очень точными, тонкими и изящными карандашными изображениями целых растений, отдельных их частей или деталей цветков и плодов. Искусству изображения растений его научил отец, который сам был любителем растений и незаурядным графиком.

В марте 1859 г. К. И. Максимович отправляется в новое путешествие на Дальний Восток. В этот год он поднялся вверх по Сунгари на 250 верст вглубь китайской территории, а затем на 450 верст по пограничной Уссури. Поскольку его попытка осенью выехать из Николаевска пароходом в залив Де-Кастри и оттуда в Японию не удалась, весной 1860 г. он вновь отправился вверх по Уссури, перевалил Сихотэ-Алинь, вышел к заливу Ольги и все лето исследовал океанское побережье. Русский Дальний Восток был в те времена краем диким, необжитым, бездорожным, и можно себе представить, с какими трудностями приходилось К. И. прокладывать свои маршруты где на лодках, где на лошадях, а зимой и на собаках по льду рек. Закончив исследование Приморья, в сентябре 1860 г. он выехал в северную Японию, на о-в Хоккайдо, и осень этого года и весь следующий экскурсировал в окрестностях г. Хакодате в пределах 30 верстного радиуса, разрешенных для доступа европейцев. Тем не менее ему удалось собрать богатую коллекцию растений и очень ценные данные о климате и природе острова. В следующем году было запланировано посещение Явы и Цейлона, установление связей с известными тропическими ботаническими садами в Байтензорге и Парадении и возвращение в Петербург через Суэц, но руководство Петербургского сада решило задержать К. И. в Японии, распорядившись все усилия направить исключительно на сборы живых растений. Однако К. И. не поступился научными исследованиями и сумел выполнить обе задачи: собрал огромную и ценнейшую коллекцию живых растений и такой же гербарий, добыв множество редких и новых для науки видов, хотя условия пребывания и работы в Японии в ту пору были очень трудными и даже небезопасными: страна переживала смуту, доступ иностранцам внутрь страны был запрещен. К. И. мог посещать только порты и прибрежные города, открытые для европейцев, но благодаря своей энергии, предприимчивости и общительности он сумел завязать широкие связи с японскими садоводами и торговцами растений и через них получить массу интересных местных живых растений. В сборе гербария неоценимую помощь оказал сообразительный, честный и преданный ему помощник — японец Сукава Чоносуке (Чоноски). В 1862 г. К. И. Максимович был на главном острове архипелага — Хонсю (Хондо или Ниппон) и экскурсировал главным образом в окрестностях Токио и Иокогамы, а Чоносуке собирал растения в различных местах внутри острова (горы Хаконе, вулкан Фудзи и др.), а в 1863 г. они работали на южном острове Кюсю. Собранные коллекции периодически отправлялись через Шанхай в Петербург. Этот замечательный японский коллектор продолжал квалифицированно и с большим усердием собирать гербарные образцы в различных районах Японии и после отъезда К. И. и посылать их ему в Петербург, вплоть до 1887 г.

Зимой 1864 г. Максимович покинул Японию и морем, вокруг Африки через Англию, в июле возвратился в Петербург, пробыв в дальних странствиях 5 лет. Доставленные им коллекция живых растений и гербарий сделали С.-Петербургский ботанический сад обладателем самых богатых в мире собраний японских растений: всего им было привезено из Японии около 2500 видов. На этом и закончился для К. И. период путешествий, полевых исследований и сбора материалов в природе. Собранные им огромные коллекции растений из доселе малоизвестных флор Дальнего Востока требовали тщательной научной обработки, усидчивой кабинетной работы, которой ему предстояло заниматься до конца своих дней. К собственным материалам вскоре прибавились сборы других исследователей и путешественников, поступившие к нему как уже известному специалисту по флорам Восточной Азии: из Маньчжурии, Китая, Кореи и Японии, доставленные как русскими, так и иностранцами (H. Hance, W. Hancock, F. Forbes, O. Moellendorf, Rére Artselaer и др.).

Итогом многолетнего упорного труда над этими материалами стала большая серия работ с описаниями новых видов растений под общим названием «Diagnoses plantarum novarum Japoniae et Mandshuriae», публиковавшаяся с 1866 по 1876 г. в Бюллетене Академии наук, и целый ряд частных монографий отдельных родов, триб и семейств (Rhamneae orientali asiatici, Revisio Hydrangearum Asiae orientalis и др.). Но мечтой Максимовича было создание полной «Флоры Японии». Чтобы иметь возможно более полные данные он работал в важнейших гербариях Европы, где имелись крупные коллекции японских растений (Кью, Берлин, Вюрцбург и др.), в частности, изучал коллекцию знаменитого автора первой «Флоры Японии» П. Тунберга (P. Thunberg) в Упсале и часть огромной коллекции австрийского ботаника Ф. Зибольда (Ph. Siebold) в Гербарии Лейдена. По инициативе К. И. другая часть этой коллекции, содержащая до 1000 типов, а также собрание прекрасных акварелей японских растений (свыше 800 таблиц), выполненных с натуры японскими художниками под руководством Зибольда, была приобретена у его вдовы Ботаническим садом и находится в БИН АН СССР. Только 150 таблиц из этого высокохудожественного собрания воспроизведено в известной «Флоре Японии» (1835—1870 гг.) Зибольда и Цуккарини (J. Zuccarini). Мечте Максимовича, однако, не суждено было сбыться. Началась эпоха великих русских исследований Центральной Азии и Западного Китая. Пржевальский, Потанин, Пясецкий, Певцов привезли из своих путешествий интереснейшие коллекции растений чрезвычайной научной ценности с территорий доселе совершенно неизвестных, и кроме К. И. не было в России другого специалиста, который мог бы осилить их обработку. К. И. понял, что для выполнения всего им задуманного не хватит всей его жизни и решил ограничиться научной обработкой поступивших к нему коллекций, в первую очередь описанием новых таксонов, отказавшись от написания «Флоры Японии» и уже начатой «Пекинской флоры». Но и то, что им сделано для познания японской флоры имеет первостепенное значение и вызывает благодарную память о нем у японских ботаников. Новая его работа вылилась во вторую серию публикаций в Бюллетене императорской Академии наук под названием «Diagnoses plantarum novarum asiaticarum» (1876—1893), а также ряд частных обработок и небольших монографий («Ad florae Asiae orientalis cognitionem meliorem fragmenta», 1879; «Plantae chinenses Potaninianae nec non Piasezkianae», 1890; «Adnotationes de Spiraeaceis», 1879; «De Coriaria, Ilice et Monochasma hujusque generibus proxime affinibus Bungea et Cymbaria», 1881; «Amaryllidaceae sinico-japonicae», 1884 и др.).

По мере появления новых трудов росли известность, авторитет и признание заслуг К. И. в научных кругах. По возвращении из Японии он был назначен на должность старшего консерватора Ботанического сада и избран адъюнктом Академии наук, а в 1868 г. — экстраординарным академиком. В 1869 г. он становится главным ботаником и заместителем директора С.-Петербургского ботанического сада, а в 1871 г. избирается ординарным академиком на место умершего в том году академика Ф. Рупрехта и занимает должность директора Ботанического музея Академии. С этими двумя учреждениями, Садом и Музеем, связаны вся его жизнь и деятельность.

В конце 80-х годов К. И. решился предпринять составление на основе центрально-азиатских коллекций русских путешественников одновременно двух «Флор» — Монголии и Тангутии. Обе они были посвящены памяти Н. М. Пржевальского, с которым К. И. познакомился еще в 1869 г., когда молодой офицер принес ему для определения небольшую коллекцию растений из своего первого путешествия по Уссурийскому краю, и проникся к нему симпатией, уважением и интересом. В 1889 г. вышли первые выпуски «Enumeratio plantarum hucusque in Mongolia nec non adjacente parte Turkestania sinensis lectarum» и «Flora tangutica», включающие часть семейств двудольных раздельнолепестных по системе Декандоля — Thalamiflorae и Disciflorae. В них также дан краткий орографический и ботанический очерк этих территорий и первые наметки к их районированию. Более подробную их характеристику К. И. сделал на Международном ботаническом конгрессе в Петербурге в 1884 г. в докладе о ботанических коллекциях русских путешественников из Монголии и Тангутии («Sur les collections botaniques de la Mongolie et du Tibet septentrional (Tangout) recueillies récemment par des voyageurs Russes et conservées a St. Petersbourg»), опубликованном в Бюллетене Конгресса.

Увы, и этому замечательному проекту ученого не суждено было сбыться.

Неожиданная смерть прервала работу К. И. в самый разгар его творческой деятельности, и эти классические сочинения, содержащие описания многих новых необыкновенных видов и родов растений остались незавершенными. Промозглым и ветреным зимним днем, возвращаясь по обыкновению пешком из Музея на Университетской набережной домой в Ботанический сад, он сильно простудился, заболел крупозным воспалением легких и скончался 4 (16) февраля 1891 г. К. И. был похоронен на Смоленском евангелическом кладбище Петербурга. Весть о его безвременной кончине вызвала глубокую и искреннюю скорбь ботаников России и всего мира. Он поддерживал тесные научные связи, вел оживленную переписку и обменивался дублетными коллекциями с такими известнейшими ботаниками того времени, как Бентам, Гукер, Декандоль, Форбс, Энглер, Хэнс и другие, охотно делился своими неисчерпаемыми знаниями. К. И. обладал спокойным добрым характером, и со многими коллегами его связывала многолетняя дружба. В разных странах были опубликованы посвященные ему некрологи.

Столетие со дня рождения К. И. торжественно отмечалось на собрании Академии наук СССР под председательством ее президента А. П. Карпинского в Ленинграде. Японские ботаники, которые считают его своим выдающимся учителем и другом японцев, тогда также широко почтили его память. В связи с этой датой ими были переизданы его труды, ставшие уже библиографической редкостью, но не утратившие своей научной ценности до наших дней. Все, кто работает над флорами Восточной и Центральной Азии, неизбежно прибегают к его обстоятельным и надежным трудам. В честь К. И. Максимовича назван род *Maximoviczia* Rupr. (=*Schizandra* Rich.) и более полусотни видов. Имя его входит в созвездие имен виднейших ботаников мира.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Исаченко Б. Л. Академик К. И. Максимович // Природа. 1928. № 3. С. 203—208. — *Кузнецов Н. И.* К. И. Максимович // Вестн. естествознания. 1891. № 3. С. 97—99. — *Липский В. И.* К. И. Максимович. Исторический очерк С.-Петербургского ботанического сада (1713—1913). СПб., 1913. С. 349—360. — *Липшиц С. Ю.* Максимович К. И. Русские ботаники // Биографо-библиографический словарь. 1953. Т. 5. С. 287—291. — *Палибин И. В.* Памяти К. И. Максимовича // Тр. Ботан. сада Юрьев. ун-та. 1901. Т. 2. С. 119—126. — *Bretschneider E.* Maximowicz Carl // History of European botanical discoveries in China. 1898. Vol. 1. P. 581--611; Vol. 2. P. 1066--1075.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 X 1990.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.55

© 1991

Б. М. Миркин, Г. С. Розенберг, Л. Г. Наумова. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. — М.: Наука, 1989. 223 с. Т. 7650 экз. Ц. 1 р. 20 к.

L. B. ZAUGOLNOVA, O. V. SMIRNOVA. (*A REVIEW*). *B. M. MIRKIN, G. S. ROZENBERG, L. G. NAUMOVA*. «THE DICTIONARY OF NOTIONS AND TERMS OF MODERN PHYTOCOENOLOGY». 1989

«Словарь понятий. . .» — несомненно значительное явление в современной фитоценологии. Заслуга авторов состоит в том, что они сумели существенно переработать предыдущее аналогичное издание («Толковый словарь фитоценологии», 1983) и внесли в него практически все основные понятия, появившиеся в последние 5—7 лет в области фитоценологии. По сравнению с первым изданием увеличилось число самостоятельных статей, при этом объем упоминаемых терминов не уменьшился, его удалось сохранить за счет более строгого отбора и значительного обновления, что послужило повышению общего теоретического уровня настоящего издания. Заслуживает одобрения то обстоятельство, что авторы увеличили число терминов и понятий, относящихся к классификации и динамике растительности, современным методам обработки материала, включая перечень компьютерных программ. Возросла и доля статей, посвященных развивающемуся направлению, возникшему в недрах фитоценологии, — популяционной биологии растений. Правда, авторы ограничились только одним (хотя и обширным) разделом — демографией растений, считая его настолько самостоятельным направлением, что его называют особой наукой. Действительно, в рамках фитоценологии это направление существует относительно обособленно, но одновременно оно является органичной частью общей экологии, а точнее, популяционной экологии. Поэтому на относительно самостоятельное существование, видимо, может претендовать именно этот раздел, а не демография растений. Поскольку авторы довольно высоко оценивают степень самостоятельности демографии, кажется несколько странным, что за пределами внимания оказались такие понятия, как рождаемость, смертность, скорость роста популяции — фактически фундаментальные для этого раздела.

В связи с тем что нашим интересам наиболее близок этот раздел исследований, позволим себе остановиться на некоторых замечаниях к терминам и понятиям из области популяционной биологии. Авторы полагают, что виталитетное состояние растений (с. 36) обратимо в отличие от возрастного. Однако если возрастное состояние понимать как онтогенетическое (Работнов, 1989), то у растений оно также обратимо, чему существует масса примеров (омоложение при вегетативном размножении). В статье «Дифференциация популяций морфологическая» авторы ограниченно ее понимают, забыв включить изменение жизненной формы и темпов онтогенетического развития как проявления морфологической дифференциации. В статье «Регуляция плотности популяций в фитоценозе» опущено представление о регуляции через изменение рождаемости; текст построен таким образом, что у читателя складывается впечатление об отсутствии у эксплерентов регуляции через смертность, зависимую от плотности. На примере многих однолетников показано, что это не так. Совершенно отсутствует представление о регуляции плотности за счет внешних по отношению к популяции факторов, но ведь в биоценозе именно такая регуляция оказывается ведущим механизмом.

Некоторую неудовлетворенность вызывает статья «Анализ системный»; она написана настолько в общем виде, что вряд ли читатель сможет вынести для себя полезные сведения. С нашей точки зрения, следовало бы добавить, что системный анализ ориентирован на выявление связей, с одной стороны, между частями (элементами, подсистемами) самой системы, а также между аналогичными системами того же уровня, а с другой — их связей со средой. Именно такой подход позволяет получить представление о разных сторонах функционирования системы, как целостности. Понятие «Состав популяций возрастной» отражает не виталитет (т. е. уровень мощности), а онтогенетический статус популяции, основанный на биологическом или календарном возрасте особей. Следовало бы различать спектр онтогенетических состояний и спектр растений по календарному возрасту. В статье «Типы популяций по возрастному составу» содержится ряд неточностей. Во-первых, инвазионная популяция включает не все молодые особи, а только такие, которые еще не начали плодоносить, т. е. инвазионная популяция сама еще не способна к самоподдержанию; то же относится и к регрессивной, но уже по причине прекращения репродукции у сенильных растений; основной признак нормальной популяции — ее способность к самоподдержанию. Уже давно в литературе разработано представление о типах нормальных популяций (Уранов, Смирнова, 1969), что также стоило бы включить в эту статью. Остается непонятным, что авторы понимают под «гармоничным» соотношением возрастных состояний в нормальных популяциях (с. 191), поскольку оно может быть самым различным: от преобладания самых молодых растений до преобладания старых. Отсутствует в этой статье и уже утвердившееся представление о базовых спектрах (Ценопопуляции. . ., 1976). К сожалению, в словаре полностью отсутствуют понятия и термины, связанные с динамикой популяций (типы динамики, индексы для их оценки). В разделе, посвященном размещению растений в популяциях, не приводится понятие «популяционный локус» как элемент пространственной структуры популяций, отсутствует представление об асинхронности развития популяционных локусов.

Вполне понятно, что основная задача авторов состояла в определении понятий и терминов, относящихся к надорганизменным системам. Однако, с нашей точки зрения, фундаментальные понятия организменного уровня, работающие на популяционном, должны были найти отражение в подобном издании. К сожалению, в словаре отсутствует необходимое для фитоценолога понятие «счетной единицы» в популяционных исследованиях, нет определения понятия «особь». Авторы ограничились лишь двумя англоязычными понятиями (рамет, генет). Попутно заметим, что нам кажется не совсем удачным употребление этих слов в мужском роде, учитывая то обстоятельство, что оба слова имеют отношение к особи и для русскоязычного читателя было бы удобнее употреблять эти слова в женском роде. Авторы рассматривают генету как особь семенного происхождения, в то время как автор этого понятия J. L. Harper (1977) определяет генету не только как индивид, но и клон. В статье «Цикл жизненный» из определения остается неясным, кончается ли жизненный цикл, если особь переходит к вегетативному размножению. Нам кажется необходимым дополнить это определение хорошо известным признаком: жизненный цикл завершается отмиранием всего возникшего вегетативного потомства. Термины большой и малый жизненные циклы почти вышли из употребления и заменены в настоящее время термином онтогенез (Ценопопуляции. . ., 1988): полный — в отношении генеты в целом, частный — для любой части растения (побега, куста и т. д.). В статье «Численность вида» хорошо было бы отметить, что это понятие не стоит употреблять как синоним плотности, а оставить за ним его истинное значение — общее число счетных единиц в некоторых природных границах.

Остановимся на некоторых частных замечаниях. Неудачен способ буквенного изображения, предложенный авторами для фитоценотических патиентов (S_K) и ложных эксплерентов (R_K), поскольку может возникнуть путаница с теми обозначениями, которые авторы предлагают для вторичных стратегий (SK, RK). С нашей точки зрения, для обозначения виолентов лучше оставить латинскую букву C, предложенную для этих целей Граймом.

Весьма полезны для читателей сведения о методах статистической обработки материала, однако авторы совершенно не упоминают о возможности использования непараметрических методов, что особенно ценно при распределениях, отличных от нормального. Лесоводы никогда не называли проростки торчками; для последних более подходит понятие квазисенильности, предложенное Т. А. Работновым (1975); следует заметить, что шкалы жизненности также были разработаны А. А. Урановым (1960), Г. М. Проскуряковой (1968), И. М. Ермаковой (1976).

Приведенные выше замечания направлены на то, чтобы способствовать уточнению используемых понятий и терминов. Это вполне естественный процесс, он происходит постоянно и без него невозможно совершенствование понятийного аппарата науки. В заключение хотелось бы отметить, что несомненно рецензируемая книга будет весьма полезна для исследователей всех возрастов и сыграет положительную роль в дальнейшем развитии фитоценологии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ермакова И. М. Жизненность ценопопуляций и методы ее определения // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. С. 92—105. — *Проскурякова Г. М.* О количественных соотношениях доминантов степной растительности Большого Балхана // Бот. журн. 1968. Т. 53, № 4. С. 524—530. — *Работнов Т. А.* Изучение ценотических популяций в целях выяснения стратегии жизни видов растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80, вып. 2. С. 5—17. — *Работнов Т. А.* О некоторых терминах, используемых при изучении фитоценотических популяций // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1989. Т. 94, вып. 5. С. 91—94. — *Уранов А. А.* Жизненное состояние вида в растительном сообществе // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1960. Т. 67, вып. 3. С. 77—92. — *Уранов А. А., Смирнова О. В.* Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74, вып. 2. С. 119—134. — *Ценопопуляции* растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 216 с. — *Ценопопуляции* растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 183 с. — *Harper J. L.* Population biology of plants. London; New-York; San Francisco: Acad. Press, 1977. 892 p.

Л. Б. Заугольнова, О. В. Смирнова.

Московский государственный
педагогический институт.

Получено 1 II 1990.

CONTENTS

Page

Oryol L. I., Kazachkovskaya E. B. The embryological heterogeneity as the cause of reduction in seed productivity in *Medicago sativa* (*Fabaceae*) 161

Maslova N. P., Fotyanova L. I. The genus *Platanus* (*Platanaceae*) from the Caenozoic deposits of the Soviet Far East 173

Elenevsky A. G., Derviz-Sokolova T. G. The connections of the Caucasian flora with the floras of Alps and Pyrenees with some species of the genus *Ranunculus* (*Ranunculaceae*) taken as an example 185

Katenin A. E., Resvanova G. S. The typology of chionogenous phytocatenas in the vegetation cover of the lower mountain belt of the Chukotka peninsula 195

Safronova I. N. The vegetation of Mangyshlak 205

Polytova N. J. The CO_2-gas exchange and annual production in plant communities of the Khibiny mountain tundra 217

COMMUNICATIONS 226

Teryokhin E. S., Chubarov S. I. The embryological and carpological investigation of *Althenia filiformis* (*Zannichelliaceae*) 226

Khvedynich O. A., Kravets E. A. The fertilization of synergids in the species of the genus *Lilium* (*Liliaceae*) 236

Lavrenko A. N., Serditov N. P. The investigation of caryotype in *Ranunculus pallasii* (*Ranunculaceae*) 240

Schneyer V. S., Borshchenko G. P., Pimenov M. G., Leonov M. V. The serological investigation of intergeneris relationships in the subfamily *Apioideae* (*Apiaceae*) 245

Pneva G. P. Revision of the genus *Alnus* (*Betulaceae*) in the Oligocene flora of the Ashutas mountain, the Eastern Kazakhstan 258

Lebedev V. P., Belyayeva M. A., Solovyeva I. S. Ontogeny of root shoots in *Rumex acetosella* (*Polygonaceae*) 260

Baitulin I. O., Sinitsina V. G. The ecological and morphological features of *Niedzwedzkia semiretschenskia* (*Bignoniaceae*) 265

Esipenko L. P. On the biology and distribution of *Ambrosia artemisiifolia* (*Asteraceae*) in the Primorye Territory 276

Tsegmed Ts. The geographical analysis of mosses of the Khangai mountain massif (Mongolia) . . 280

Vasilchenko I. T. Some problems of weeds investigation 287

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 290

Lupikina E. G., Khursevich G. K. *Pseudoaulacosira*, a new genus of freshwater diatom of the class *Centrophyceae* 290

Genkal S. I., Popovskaya G. I. On the morphology and ecology of *Aulacosira baicalensis* (*Bacillariophyta*) 292

Rundina L. A. Taxonomic changes in some species of the order *Zygnematales* (*Chlorophyta*). . 294

ANNIVERSARIES AND MEMORIAL DATES. 296

Grubov V. I. Karl Ivanovich Maximowich (to the centenary from his death) 296

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY. 301

Zaugolnova L. B., Smirnova O. V. *B. M. Mirkin, G. S. Rozenberg, L. G. Naumova.* «The dictionary of notions and terms of modern phytocoenology». 1989 301

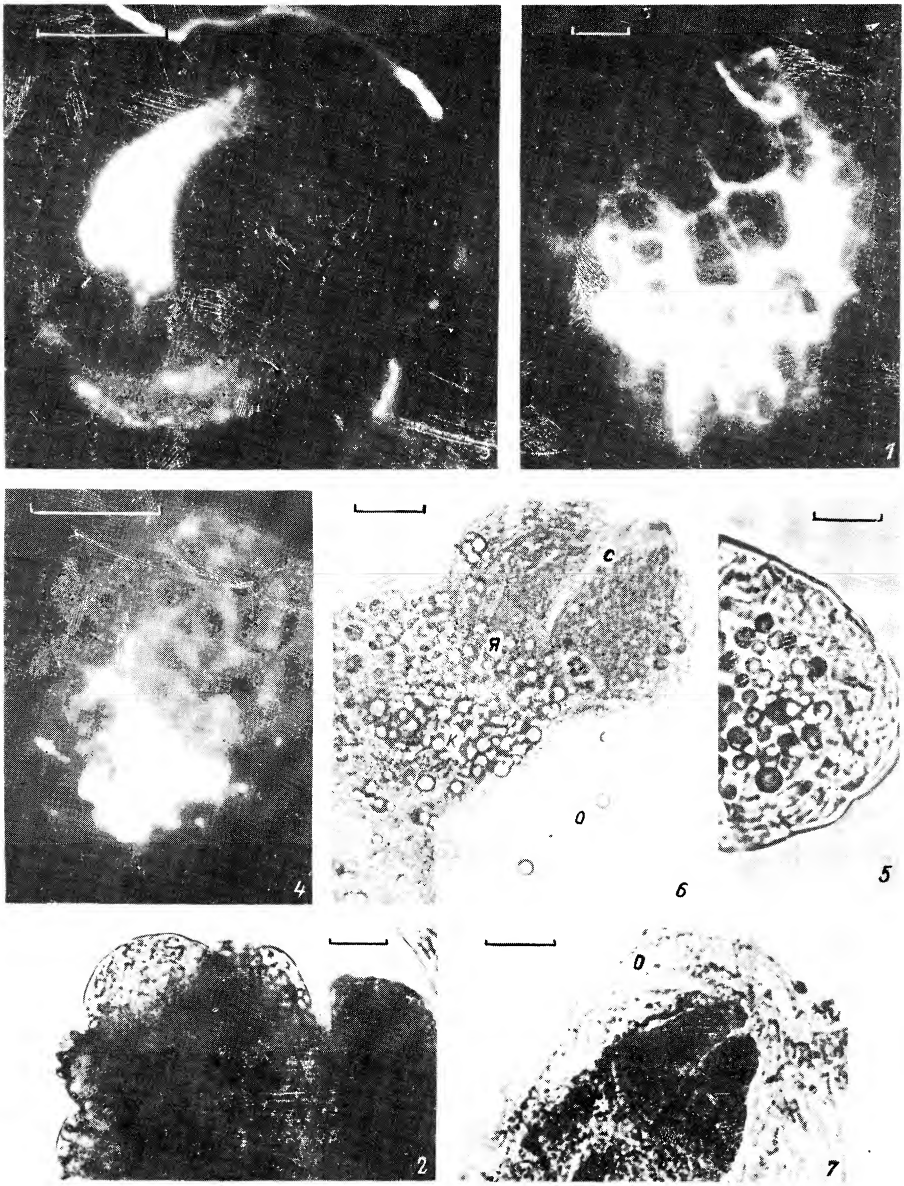


Таблица I. Семяпочки (*1*, *2*), нуцеллусы (*3*—*5*) и зародышевые мешки (*6*, *7*), вычлененные из семяпочек люцерны.

1, *3*, *4* — УФ-свет, анилиновый синий; свечение каллозы оболочек эпидермы нуцеллуса и пыльцевой трубки; *3* — лизис каллозных оболочек апикальной части нуцеллуса; *4* — отсутствие лизиса каллозных оболочек апикальной части нуцеллуса; *5* — нелизировавшая часть эпидермы апикальной части нуцеллуса стерильной семяпочки; *6* — вычлененный зародышевый мешок без оболочки в зоне микропиле; *7* — зародышевый мешок с оболочкой в зоне микропиле, *к* — крахмал зародышевого мешка, *ко* — каллозная оболочка, *о* — углеводная оболочка зародышевого мешка, *с* — синергиды, *я* — яйцеклетка. Масштабная линейка: *1*—*7* — 50 мкм.

К с. 163

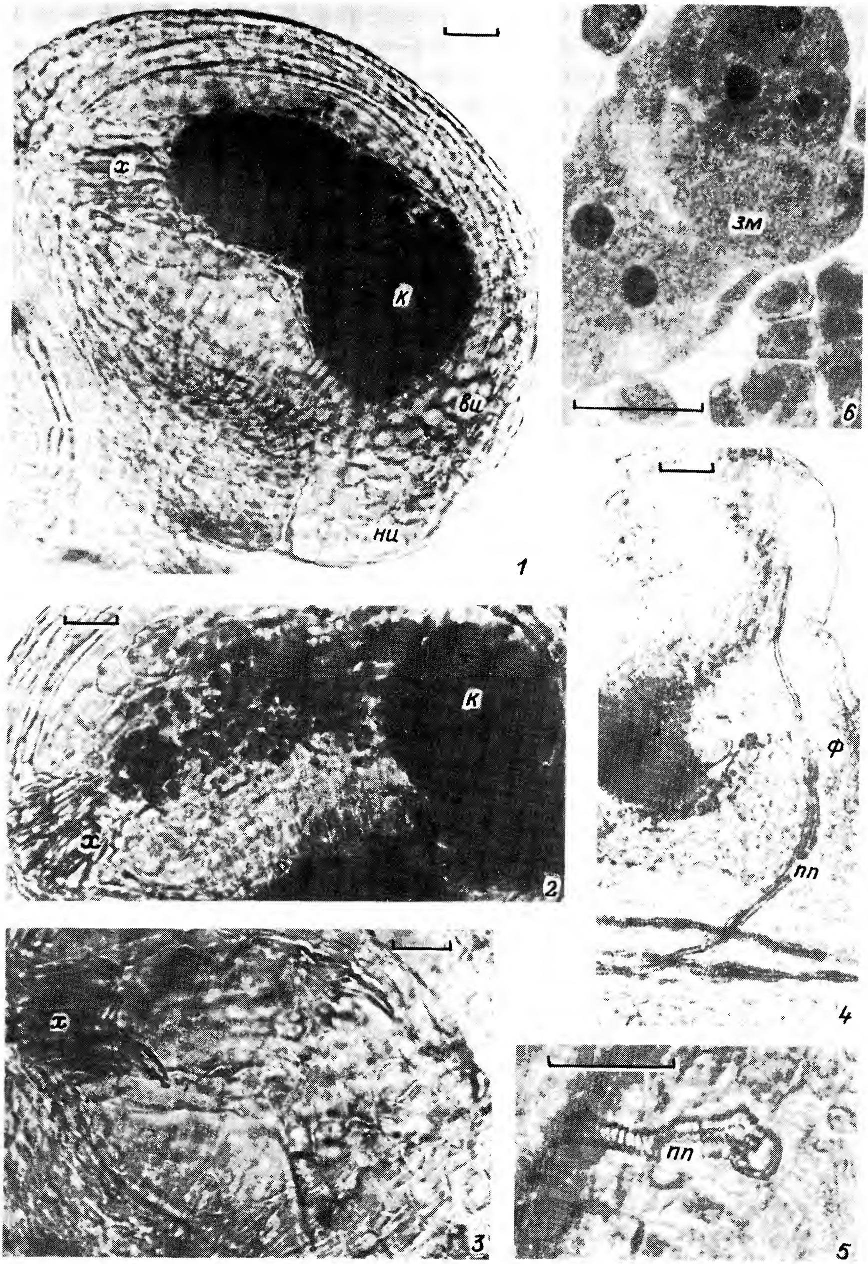
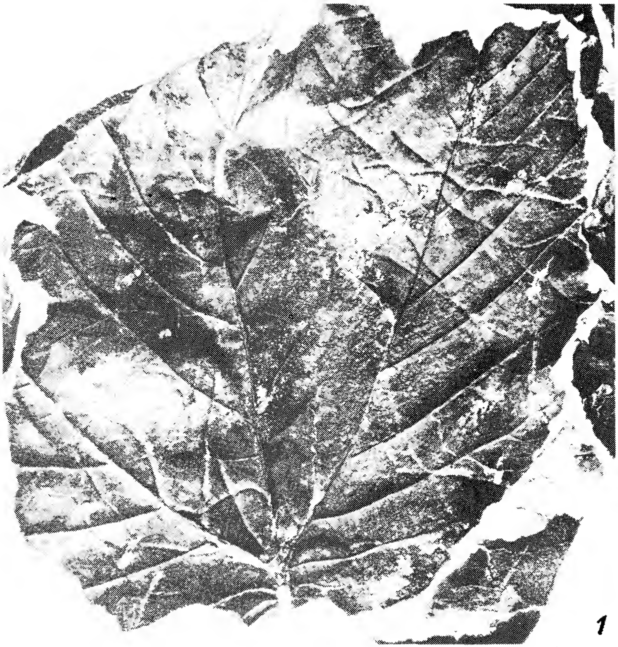


Таблица II. Просветленные в метилсалицилате (*1*—*5*) и обработанные в растворе иода в иодистом калии (*1*—*3*) семяпочки, проводящий пучок фертильной (*4*) и стерильной (*5*) семяпочек; зародышевый мешок с недифференцированным яйцевым аппаратом, без крахмала (*6*).

ви — внутренний интегумент, *зм* — зародышевый мешок, *к* — крахмал, *ни* — наружный интегумент, *пп* — проводящий пучок, *ф* — фуникулус, *х* — халаза. Масштабная линейка: *1*—*6* — 50 мкм.

К ст. Н. П. Масловой, Л. И. Фотьяновой, с. 183


1

2

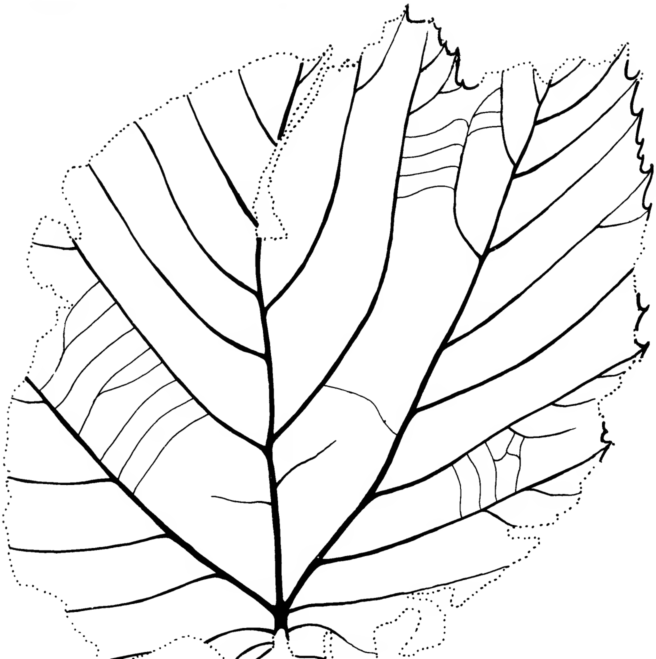

3

Таблица. *Platanus iljinskajae (1—3).*

1, 3 — отп. 4256/23-9, голотип; *2* — то же, ×3, зубчатость края.

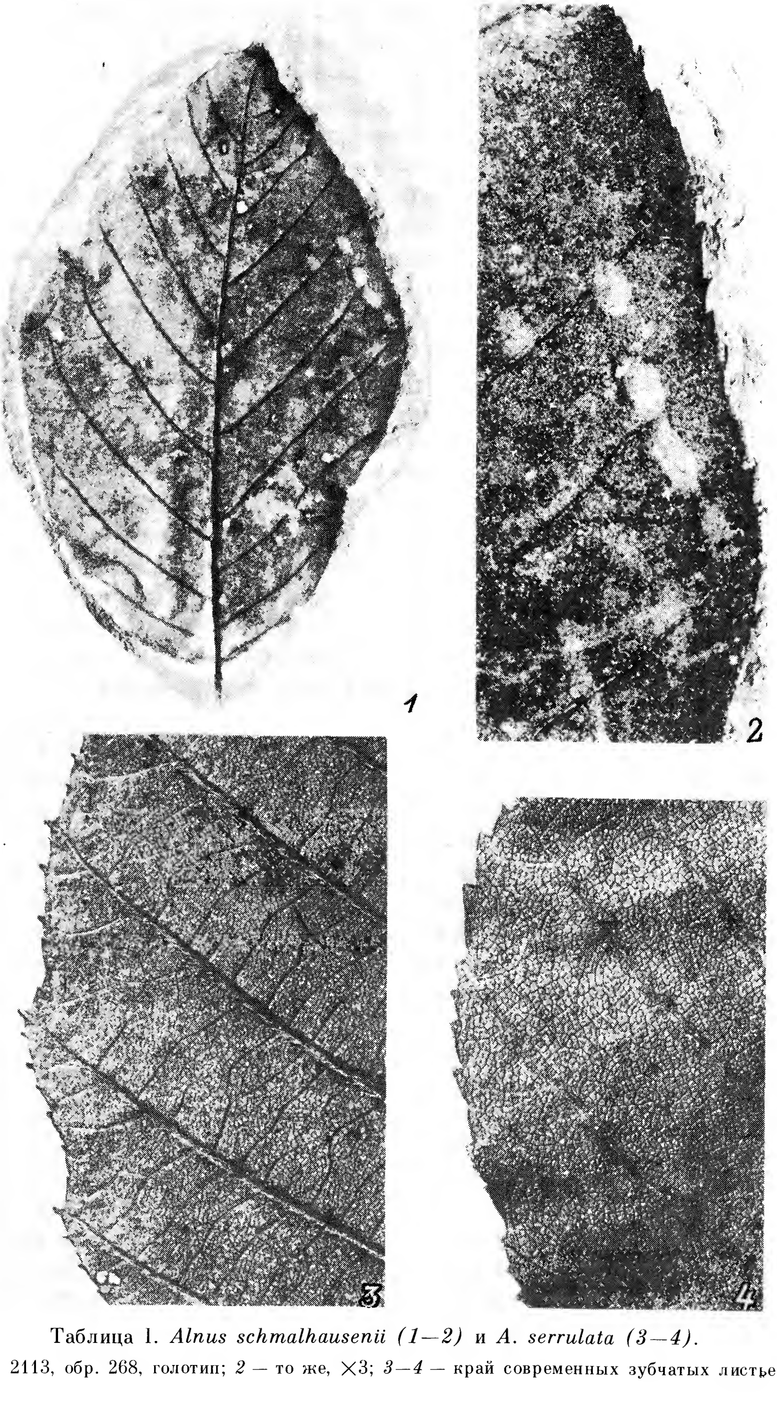
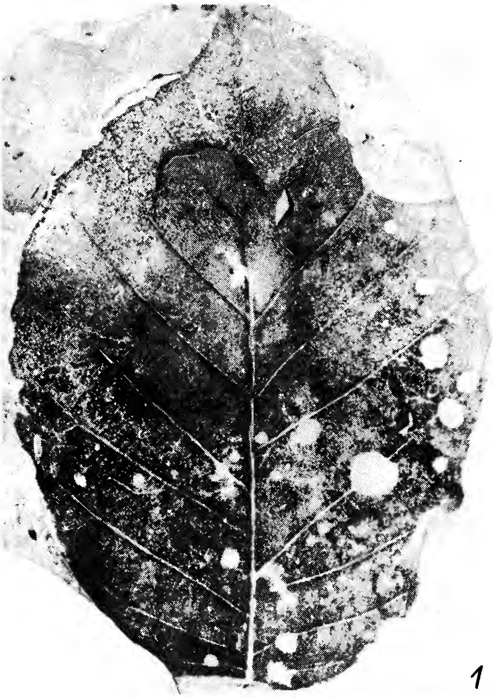
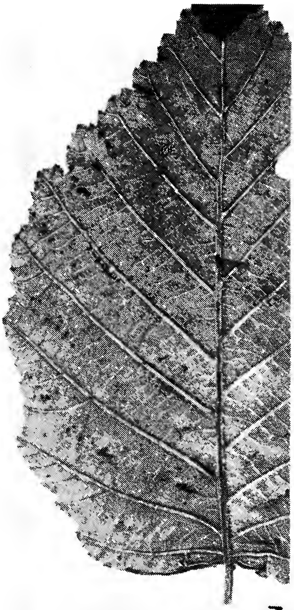


Таблица 1. *Alnus schmalhausenii (1—2)* и *A. serrulata (3—4)*.

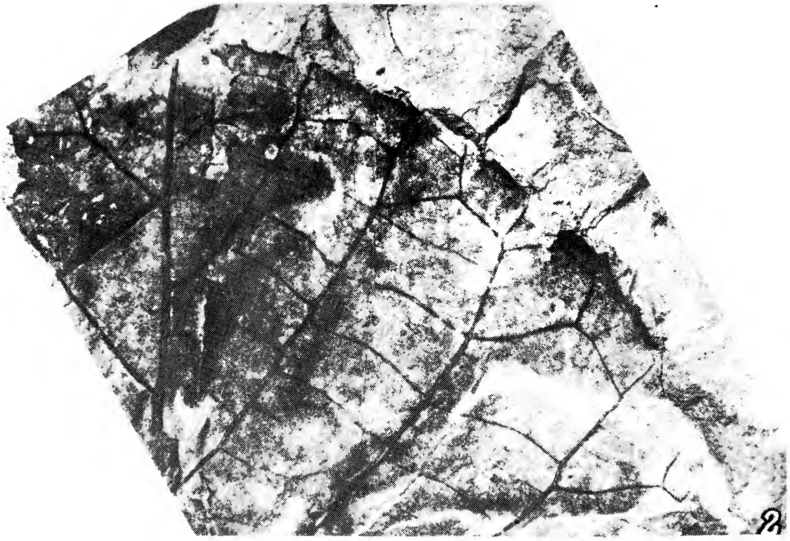
1 — колл. 2113, обр. 268, голотип; *2* — то же, ×3; *3—4* — край современных зубчатых листьев, ×



1



3



2

Таблица II. *Alnus schmalhausenii (1—2)* и *A. rugosa (3)*.

1 — колл. 2113, обр. 266, голотип *A. neuburgiae*; *2* — колл. 2113, обр. 523, ×2, в монографии как *A. neuburgiae*; *3* — половина современного зубчатого листа с усеченным основанием.

К ст. Е. Г. Лупикиной, Г. К. Хурсевич, с. 291

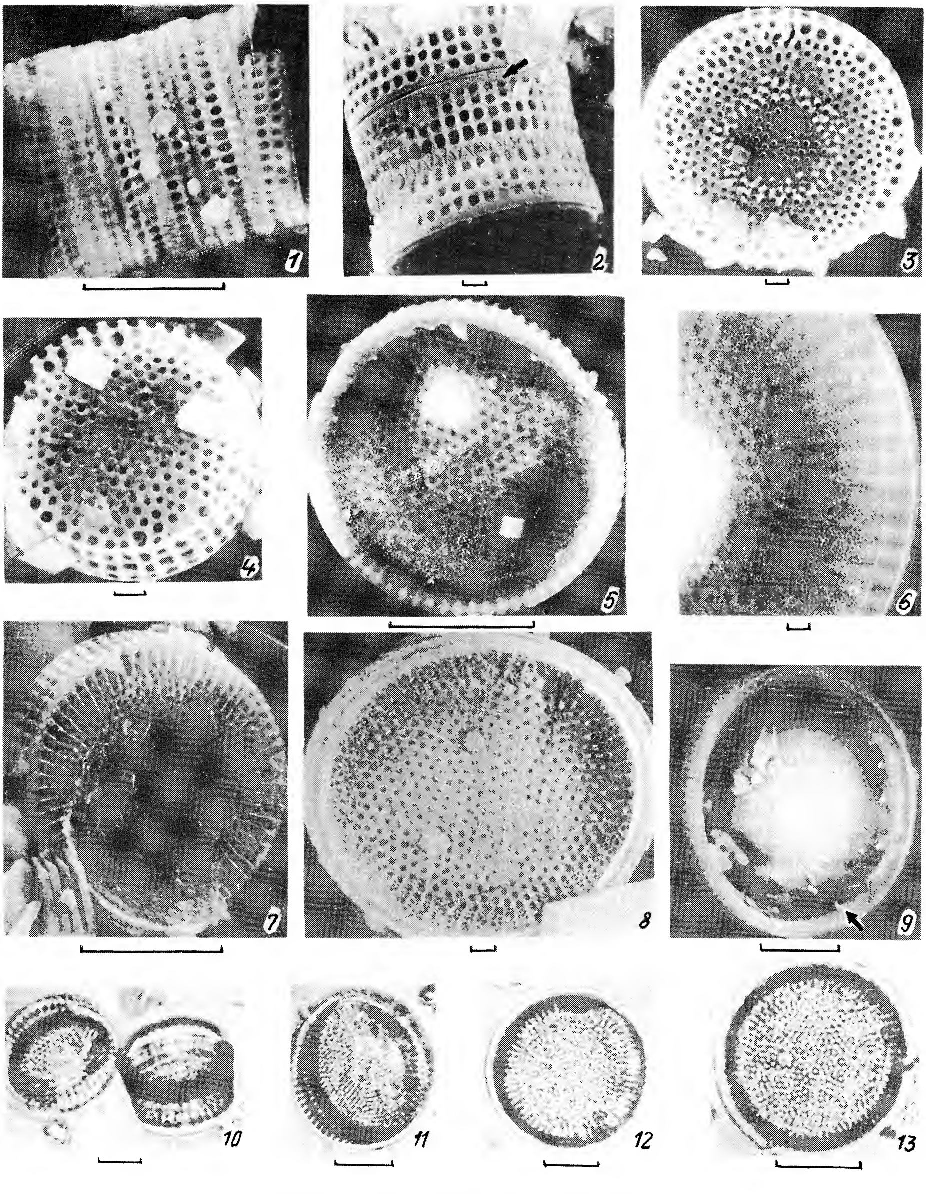


Таблица. *Pseudoaulacosira moisseeviae.*

1 — фрагмент цепочки; *2* — панцирь с пояска, *стрелкой* отмечена тонкоребристая структура дистального края загиба; *3, 4* — наружная поверхность створки с ареолами со слабо погруженной ротой и мелкими бугорками в ее центральной части; *5* — внутренняя поверхность створки со сплошным в периферической зоне и обособленным в центральной зоне крибрумом ареол и краевым кольцом двугубых выростов; *6* — фрагмент внутренней поверхности створки со сплошным крибрумом ареол; *7* — внутренняя поверхность створки с узкими радиальными ребрами в периферической части; *8* — внутренняя поверхность створки с ротой ареол на наружной поверхности лицевой части створки (на внутренней поверхности крибрум ареол сохранился лишь в периферической части); *9* — внутренняя поверхность створки с краевым кольцом двугубых выростов; *стрелкой* отмечено их сдвоенное расположение; *10—13* — общий вид створки. *1—9* — СЭМ, *10—13* — СМ. Шкала: *1, 5, 7, 9—13* — 10 мкм; *2—4, 6, 8* — 1 мкм. *1, 5, 6, 8, 10—12* — Камчатка, эрмановская свита Кавранского разреза; *2—4, 7* — Белоруссия, лозская свита Понеманья; *9, 13* — Забайкалье, джилиндинская свита Витимского плоскогорья.

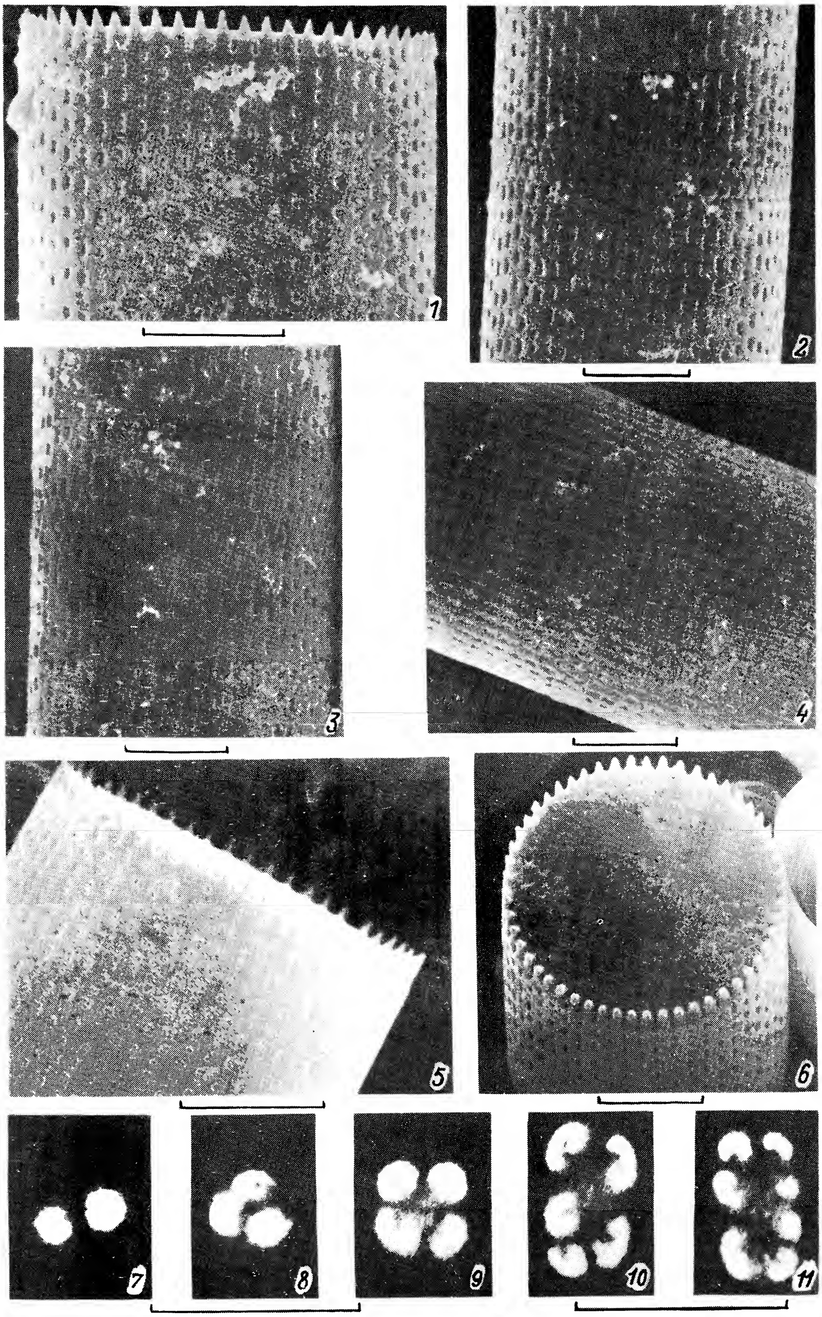


Таблица I

Aulacosira baicalensis: 1—5 — различные створки одной колонии, *6* — лицевая часть створки и загиб, *7—11* — вариации структуры ареол загиба створки. *1—6* — СЭМ; *7—11* — ТЭМ. Шкала: *1—6* — 10 мкм, *7—11* — 1 мкм.

К с. 292

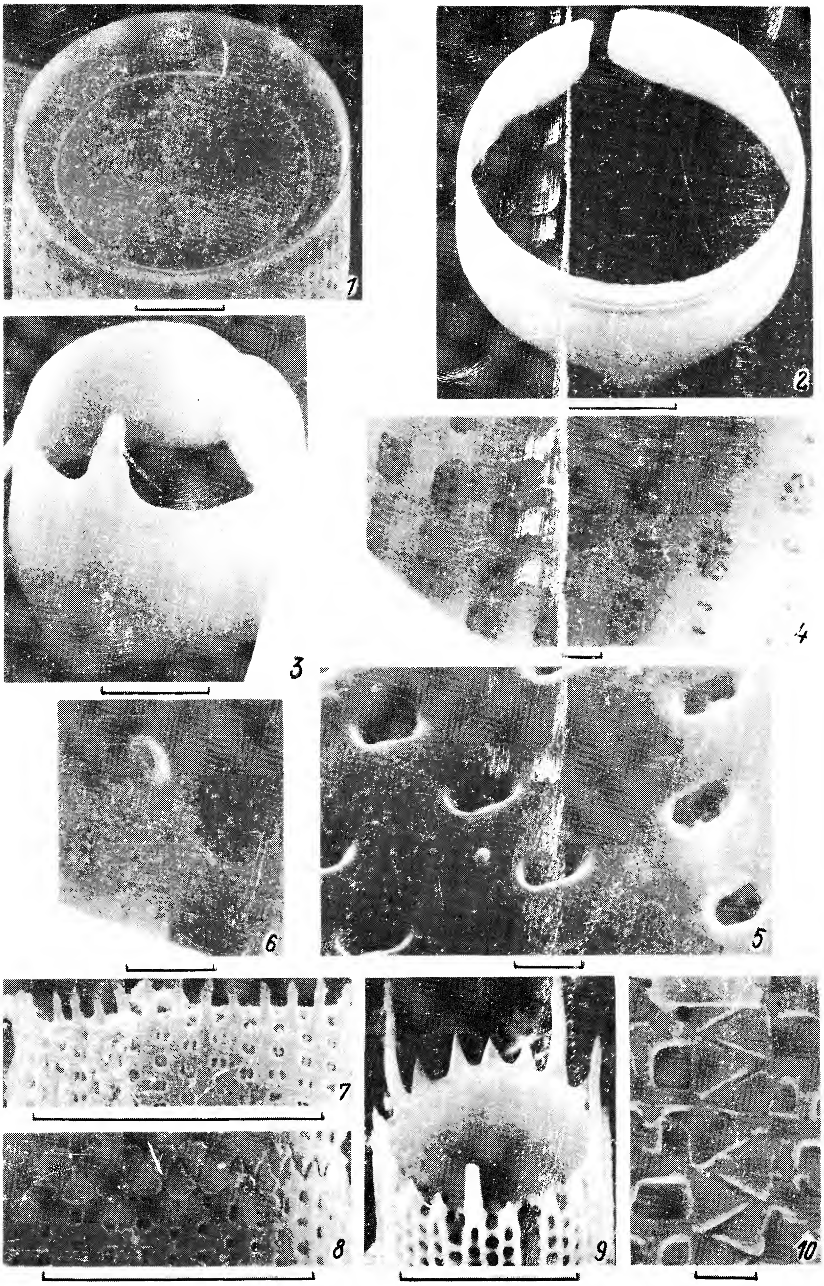


Таблица II

Aulacosira baicalensis (*1—6*): *1* — кольцевидная диафрагма, *2, 3* — соединительные ободки, *4* — строение ареол с внутренней поверхности загиба створки, *5* — строение ареол с наружной поверхности загиба створки, *6* — внутренняя часть двугубого выроста. *A. islandica: 7—8* — строение шипов и загиба створки. *A. granulata* (*9, 10*): *9* — конечная клетка с соединительными шипами, *10* — фрагмент загиба в месте соединения смежных створок. *1—10* — СЭМ. Шкала: *1—3, 7—9* — 10 мкм; *4, 5, 10* — 1 мкм.

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Орел Л. И., Казачковская Е. Б. Эмбриологическая гетерогенность как причина снижения семенной продуктивности *Medicago sativa* (*Fabaceae*) 161
Маслова Н. П., Фотьянова Л. И. Род *Platanus* (*Platanaceae*) в кайнозое Дальневосточного региона 173
Еленевский А. Г., Дервиз-Соколова Т. Г. Альпо-Пиренейские связи флоры Кавказа на примере видов рода *Ranunculus* (*Ranunculaceae*) 185
Катенин А. Е., Резванова Г. С. Типы хионогенных фитокатен в растительном покрове нижнего пояса гор Чукотского полуострова 195
Сафронова И. Н. Растительность Мангышлака 205
Политова Н. Ю. CO_2-газообмен и годичная продукция в сообществах горной тундры Хибин . 217

СООБЩЕНИЯ 226

Терехин Э. С., Чубаров С. И. Эмбриолого-карпологическое исследование *Althenia filiformis* (*Zannichelliaceae*) 226
Хведынич О. А., Кравец Е. А. Оплодотворение синергид у видов рода *Lilium* (*Liliaceae*) . . . 236
Лавренко А. Н., Сердитов Н. П. Исследование кариотипа *Ranunculus pallasii* (*Ranunculaceae*) 240
Шнеер В. С., Борщенко Г. П., Пименов М. Г., Леонов М. В. Серологическое изучение отношений между некоторыми родами подсемейства *Apioideae* (*Apiaceae*) 245
Пнева Г. П. Ревизия рода *Alnus* (*Betulaceae*) олигоценовой флоры горы Ашутас (Восточный Казахстан) 258
Лебедев В. П., Беляева М. А., Соловьева И. С. Онтогенез корневых отпрысков *Rumex acetosella* (*Polygonaceae*) 260
Байтулин И. О., Синицына В. Г. Эколого-морфологические особенности *Niedzwedzkia semiretschenskia* (*Bignoniaceae*) 265
Есипенко Л. П. О биологии и распространении *Ambrosia artemisiifolia* (*Asteraceae*) в условиях Приморского края 276
Цэгмэд Ц. Географический анализ флоры листостебельных мхов Хангайского горного массива (МНР) 280
Васильченко И. Т. Некоторые вопросы изучения сорных растений 287

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 290

Лупикина Е. Г., Хурсевич Г. К. *Pseudoaulacosira* — новый род пресноводных диатомовых водорослей класса *Centrophyceae* 290
Генкал С. И., Поповская Г. И. К морфологии и экологии *Aulacosira baicalensis* (*Bacillariophyta*) 292
Рундина Л. А. Таксономические изменения у некоторых видов порядка *Zygnematales* (*Chlorophyta*) 294

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ 296

Грубов В. И. Карл Иванович Максимович (к 100-летию со дня смерти) 296

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 301

Заугольнова Л. Б., Смирнова О. В. *Б. М. Миркин, Г. С. Розенберг, Л. Г. Наумова.* «Словарь понятий и терминов современной фитоценологии». 1989 301

2 р. 70 к.

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 *Ботанический журнал. 1991. Т. 76. № 2. 161—304.*